

UNIVERSITÉ DE NANCY

FACULTÉ DES SCIENCES

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE NANCY

POUR OBTENIR

le grade de Docteur ès sciences naturelles

PAR

PAUL REMY

LICENCIÉ ÈS SCIENCES NATURELLES

PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE NANCY

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques Invertébrés.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le **9 JUIL 1925** 1925, devant la Commission d'examen

MM. CUÉNOT. *Président.*

GAIN. { *Examineurs.*

FALLOT. }

NANCY

ANCIENNE IMPRIMERIE VAGNER
3, rue du Manège, 3

1925

UNIVERSITÉ DE NANCY

FACULTÉ DES SCIENCES

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE NANCY

POUR OBTENIR

le grade de Docteur ès sciences naturelles

PAR

PAUL REMY

LICENCIÉ ÈS SCIENCES NATURELLES

PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE NANCY

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques Invertébrés.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le **9 JUIL 1925** 1925, devant la Commission d'examen



MM. CUÉNOT. *Président.*

GAIN. } *Examineurs.*
FALLOT. }

NANCY

ANCIENNE IMPRIMERIE VAGNER
3, rue du Manège, 3

1925

UNIVERSITÉ DE NANCY

FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen

M. PETIT.

Assesseur

M. GAIN.

Professeurs honoraires

MM. HALLER, BLONDLOT, CARTAN, BLAISE, LE MONNIER,
THOULET, MULLER, GUYOT.

Chargé de cours honoraire

M. MILLOT.

Professeurs

MM. PETIT.....	<i>Chimie agricole.</i>
VOGT.....	<i>Mathématiques appliquées.</i>
GUNTZ.....	<i>Chimie minérale.</i>
CUËNOT.....	<i>Zoologie.</i>
GAIN.....	<i>Botanique.</i>
GUTTON.....	<i>Physique.</i>
HUSSON.....	<i>Mécanique rationnelle.</i>
MAUDUIT.....	<i>Electrotechnique.</i>
LEAU.....	<i>Calcul différentiel et intégral.</i>
BOURION.....	<i>Chimie physique et Electrochimie.</i>
DARMOIS (E.).....	<i>Physique.</i>
VAVON.....	<i>Chimie organique.</i>
TRAVERS.....	<i>Chimie industrielle.</i>
DARMOIS (G.).....	<i>Analyse supérieure.</i>
LONGCHAMBON.....	<i>Minéralogie.</i>
FALLOT.....	<i>Géologie.</i>
CORNUBERT.....	<i>Chimie.</i>
COURTOT.....	<i>Chimie appliquée à la teinture.</i>
BOUIN.....	<i>Zoologie appliquée.</i>
GRUMBACH.....	<i>Physique.</i>
CROZE.....	<i>Physique.</i>
MENTRÉ.....	<i>Mécanique appliquée.</i>

Chargé de cours

M. JOLY..... *Géologie de la Lorraine.*

Maître de conférence

M. RAYBAUD..... *Botanique.*

Secrétaire

M. BERTRAND.

A M. LE PROFESSEUR L. CUÉNOT

Membre correspondant de l'Institut

Membre associé de l'Académie royale de Belgique

Témoignage de mon profond respect
et de ma très vive reconnaissance

A LA MÉMOIRE

DE

MON FRÈRE

MARCEL REMY

Ingénieur chimiste I. C. S.

Licencié ès sciences

PREMIÈRE THÈSE

Contribution à l'Étude

DE

L'APPAREIL RESPIRATOIRE ET DE LA RESPIRATION

CHEZ

QUELQUES INVERTÉBRÉS



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Contribution à l'Etude

DE

L'APPAREIL RESPIRATOIRE ET DE LA RESPIRATION

CHEZ

QUELQUES INVERTÉBRÉS

PAR

Paul REMY

INTRODUCTION

La respiration est la fonction par laquelle tous les êtres vivants aérobies absorbent de l'oxygène du milieu ambiant et rejettent dans ce milieu du gaz carbonique. Les échanges d'oxygène et de gaz carbonique se font en général en des endroits particuliers du corps, les organes respiratoires. La valeur physiologique de ces organes a été, jusqu'à présent, présumée en utilisant des procédés indirects :

En premier lieu, de simples considérations anatomiques ont permis d'attribuer à certaines régions du corps un rôle dans le phénomène qui nous occupe : on a pensé qu'un organe devait avoir une fonction respiratoire lorsque sa paroi, constituée par une couche suffisamment mince de tissus, est en contact par l'une de ses faces

avec le milieu oxygéné, l'autre face étant richement irriguée par le sang de l'animal; mais on n'a pu, naturellement, que faire des hypothèses, qui ont dû être vérifiées par des expériences.

Celles-ci ont consisté soit à provoquer l'asphyxie en mettant les organes supposés respiratoires hors d'état de fonctionner, soit à déterminer la teneur en gaz du sang avant et après son passage dans ces organes ou la teneur en gaz du milieu dans lequel ont séjourné soit des animaux normaux, soit des animaux privés de leurs organes respiratoires; de tels essais n'ont pu être effectués que sur un nombre restreint d'espèces, les animaux de taille suffisamment grande et possédant une conformation anatomique particulière se prêtant seuls à ce genre d'expériences.

Une autre catégorie de recherches consiste à mettre en évidence, à l'intérieur même des éléments cellulaires de l'organe supposé respiratoire, la présence de l'O qui vient d'être absorbé dans le milieu extérieur, ou du CO² qui va y être rejeté. Lorsque l'on veut déceler par les méthodes chimiques ordinaires la présence de ces gaz dans les éléments histologiques, on se heurte immédiatement à des difficultés techniques considérables : il est pratiquement impossible d'isoler des tissus environnants une masse suffisante de telles cellules et, y arriverait-on, qu'il ne serait pas certain que ces éléments demeurent vivants, donc que leurs constituants restent intacts; les expérimentateurs ont essayé de tourner la difficulté en mettant ces organes, détachés ou non de l'animal, en contact avec des substances qui sont avides d'O — ou de CO² — et qui, en se combinant avec ces corps, donnent naissance à des produits colorés, facilement discernables en utilisant les techniques histologiques usuelles.

On a surtout cherché à déceler, par ce procédé, le passage de l'O (1); la solution alcoolique de gaïac, divers phénols : gaïacol, pyro-

(1) BOUNHIOL (1902) a cependant essayé de mettre en évidence le passage du CO² en faisant vivre des Annélides dans de l'eau sensibilisée à la phénolphtaléine ou à une solution alcaline (rouge vineux) de bleu-coton; le premier corps est décoloré et le second bleuit (sous l'action du CO²) au niveau des différents organes : branchies, tentacules préhensiles, surface du corps; mais l'auteur ne pousse pas plus loin que la constatation du fait.

catéchine, hydroquinone, pyrogallol, benzidine, tolidine, etc., ont été utilisés, soit seuls, soit en présence d'eau oxygénée; presque tous les groupes d'animaux ont été soumis à l'expérience; aucun résultat n'a répondu à la question qu'on s'était posée : les substances employées ont fait attribuer un pouvoir oxydant aux tissus les plus divers (tube digestif et son contenu, système nerveux, glandes génitales, etc.), tandis que des organes qui, comme des branchies, des trachées ou des poumons jouent certainement un rôle respiratoire très actif, présentaient une réaction négative.

Des résultats plus satisfaisants ont été obtenus, en utilisant des méthodes analogues, par deux auteurs : DE QUATREFAGES et JOANNY MARTIN; ceux-ci ont employé des substances beaucoup plus facilement oxydables que les précédentes, et les ont mises en contact des tissus vivants en les injectant dans la cavité coelomique des animaux.

DE QUATREFAGES (1854) avait remarqué qu'après avoir injecté à un Branchellion « un précipité de fer à peine bleuâtre qui a la propriété de se foncer au contact de l'oxygène et de se changer en bleu de Prusse » (1), les lamelles latérales se coloraient en bleu, tandis que le liquide injecté dans l'intérieur du corps restait plus de quarante-huit heures sans changer de couleur. L'auteur décelait ainsi, au niveau des branchies de cette Sangsue un phénomène d'oxydation qui lui permettait d'attribuer à ces organes un rôle dans l'hématose.

Plus tard, JOANNY MARTIN (1893) mettait en évidence, au niveau des dernières ramifications trachéennes des Insectes, un phénomène analogue en injectant dans la cavité générale de larves diverses une solution d'indigo blanc (indigo réduit) dans de l'eau de chaux : le réactif introduit s'oxydait en se transformant en cristaux d'indigo bleu qui se déposaient autour de chaque capillaire aérifère.

Les expériences de ces deux auteurs sont restées inaperçues de la

(1) Il s'agit évidemment du précipité blanc de ferrocyanure ferreux que l'on obtient en mélangeant une solution de sulfate ferreux pur et une solution de ferrocyanure de potassium pur. (Ces solutions doivent être faites dans de l'eau distillée purgée d'air par une ébullition prolongée, sinon le précipité est blanc bleuâtre). Le précipité s'oxyde spontanément au contact de l'air et devient bleu très foncé (il se forme du ferrocyanure ferrique, ou bleu de Prusse).

plupart des chercheurs (1) ; mon attention a été attirée sur elles par M. le Professeur CUÉNOT, et c'est sur les conseils de mon éminent Maître que j'ai entrepris chez quelques groupes d'Invertébrés une étude des organes respiratoires en utilisant des méthodes analogues à celles de mes deux devanciers. C'est l'exposé des résultats de mes expériences qui fait l'objet du présent mémoire.

Toutes les classes d'Invertébrés n'ont pas été examinées ; je n'ai étudié que celles qui, au hasard de mes excursions terrestres et d'un séjour au bord de la mer, m'ont fourni un matériel abondant et, même parmi elles, de grandes lacunes, je l'avoue, restent encore à combler.

J'ai cherché à mettre en évidence, dans chacun des groupes étudiés, les endroits où s'effectue l'absorption de l'O₂ ; je pense avoir démontré que certains organes, auxquels les auteurs, pour des raisons plus ou moins valables, attribuaient un rôle dans l'hématose, remplissent véritablement cette fonction ; j'ai décelé, de plus, l'existence d'un passage d'O₂ à travers des organes dont la fonction avait jusqu'à présent passé inaperçue et montré, inversement, que certains tissus ont été considérés à tort comme jouant un rôle actif dans le phénomène qui nous occupe. J'ai tenté en outre de préciser, à l'aide d'une étude histophysiologique, par quels processus l'O₂ ambiant pénètre dans le milieu interne, essayant ainsi d'apporter des arguments qui permettent de se prononcer en faveur de l'une ou l'autre des deux théories invoquées pour expliquer le phénomène de la respiration (théorie physique ou de la diffusion, théorie chimique ou de la sécrétion). Enfin la méthode employée m'a permis, incidemment, de préciser quelques caractères anatomiques et histologiques et même de

(1) A ma connaissance, seuls P. MARCHAL (*Dict. de Physiol.* de Ch. Richet, art. *Insectes*, Paris, 1913), HENNEGUY (*Les Insectes*, Paris, 1904) et BERLESE (*Gli Insetti*, vol. II, fasc. 26-27, 1921) relatent les expériences de J. MARTIN ; LAMY (1902) les a répétées chez les Araignées ; j'aurai l'occasion de mentionner plus loin ses résultats ; enfin HOLLANDE (1914), après avoir injecté de l'indigo blanc à des Chenilles de Vanesses dont il étudiait les œnocytes, dit n'avoir pu obtenir de bleuissement de ces cellules ; il ne mentionne pas de coloration de l'appareil respiratoire, que sans doute il n'a pas examiné.

découvrir certains organes qui n'avaient pas encore été décrits (cellules trachéolaires des Diplopodes et des Arachnides).

*
* * *

J'ai tout d'abord à remplir l'agréable devoir de remercier les personnes qui se sont intéressées à ce travail. Mes recherches ont été effectuées partie au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Nancy, partie au Laboratoire maritime de Luc-sur-Mer (Calvados).

M. le Professeur CUÉNOT, Correspondant de l'Institut, m'a fait le grand honneur de m'agréer comme préparateur et m'a fourni ainsi les moyens matériels de travailler dans de bonnes conditions; il m'a indiqué ce sujet de travail et m'a prodigué journellement ses conseils et ses critiques; j'ai contracté envers ce Maître une dette de reconnaissance qu'il me sera bien difficile d'acquitter.

Je tiens aussi à exprimer ma respectueuse gratitude à M. le Professeur L. MERCIER; je conserverai longtemps le souvenir de l'accueil si bienveillant qu'il m'a fait dans son Laboratoire de Luc-sur-Mer.

Je dois de bien vifs remerciements à MM. MANQUAT, Professeur à l'Université catholique d'Angers, et VERNIER, Chargé de cours à la Faculté de Pharmacie de Nancy; à MM. LIENHART, Chef de travaux et Ed. BAUDOT, Préparateur à la Faculté des Sciences de Nancy; à M. POISSON, Chef de travaux et M^{lle} LEGUEUX, Préparateur à la Faculté des Sciences de Caen; à mon ami GARDET, de Nancy, qui tous m'ont aidé en me donnant leurs encouragements et leurs conseils, ou en me procurant du matériel nécessaire à mes études.

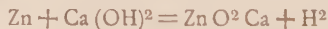
TECHNIQUE

1. Produits injectés. — Le principe de la méthode utilisée consiste à injecter dans la cavité générale d'animaux bien portants des substances aussi peu toxiques que possible, se combinant très facilement avec l'oxygène libre et les composés oxygénés en changeant de couleur. De nombreux essais m'ont conduit à adopter les produits suivants :

a) *Indigo blanc.* — L'indigotine ou indigo bleu du commerce est une poudre bleue sombre, insoluble dans l'eau, l'alcool, l'éther, les alcalis, les acides dilués, les huiles grasses, etc. ; ce corps donne, par réduction, de l'indigo blanc, poudre jaunâtre soluble dans les liquides alcalins. J'opère la réduction en plaçant, comme J. MARTIN, l'indigo bleu en présence de l'hydrogène naissant obtenu en mélangeant dans de l'eau de la poudre de zinc et de la chaux (1) ; l'indigo blanc se dissout, à mesure qu'il se forme, dans l'eau de chaux du bain ; cette solution, en s'oxydant, donne naissance à de l'indigo bleu, qui précipite.

J'ai préparé le réactif d'abord en m'inspirant des données de MARTIN : 2 gr. d'indigo bleu du commerce (2) sont délayés au mortier dans 100 cm³ d'eau distillée chaude puis mis en flacon ; j'ajoute 300 cm³ d'eau, puis 2 gr. de zinc en poudre et 2 gr. de chaux du marbre ; j'agite, puis laisse le flacon au repos, après avoir recouvert la surface du liquide d'une couche d'huile qui fait bouchon. Le mélange réducteur tombe au fond du vase, et le liquide prend, à partir de la base, une teinte ambrée qui, en général au bout d'une

(1) On admet qu'il se forme du zincate de chaux avec dégagement d'hydrogène, suivant la formule



(2) Indigo synthétique en poudre CNMC, mis gracieusement à ma disposition par la Cie N^{le} de Matières Colorantes et de Produits Chimiques, à Paris. Je tiens à remercier le Directeur commercial de cette Compagnie pour l'empressement qu'il a mis à me fournir ses produits et à me donner tous renseignements complémentaires utiles.

journée, a gagné toute la hauteur du contenu ; le réactif est alors utilisable. Au contact de l'huile, la solution d'indigo blanc s'oxyde incomplètement pour donner des composés brunâtres, solubles dans l'eau alcaline, et à composition chimique encore mal connue ; je prélevais pour les injections le liquide jaune situé sous cette zone brune.

Par la suite, j'ai modifié de la façon suivante les proportions du mélange, dans le but d'obtenir un liquide plus riche en indigo, et se rapprochant davantage de celui que l'on emploie dans l'industrie pour la préparation des cuves de teinture à l'indigo :

Indigo bleu = 2 gr. ; poudre de zinc = 1 gr. 5 ; chaux du marbre = 4 gr. ; eau = 30 gr.

Les solutions d'indigo blanc deviennent à la longue inutilisables : il apparaît, au bout d'un temps plus ou moins long (variable semble-t-il avec la température), à la partie supérieure du vase, une zone décolorée qui gagne progressivement tout le liquide ; la région décolorée ne régénère plus, lorsqu'elle est au contact de l'air, l'indigo bleu (il y aurait réduction de l'indigo blanc lui-même par l'excès de mélange réducteur, et formation d'une série de composés incolores inconnus) ; en principe, je n'utilise plus le réactif dès qu'il commence à se décolorer.

b) *Autres leucodérivés.* — J'ai utilisé aussi avec succès, dans certains cas, des solutions aqueuses de matières colorantes diverses (bleu de méthylène, vert Janus, carmin d'indigo, rouge neutre) préalablement réduites.

Une solution de bleu de méthylène réduite est incolore et, au contact de l'air, la couleur bleue est très rapidement régénérée ; j'ai employé comme réducteur une solution saturée d'hydrosulfite de soude, que je verse goutte à goutte, en agitant, jusqu'à disparition de la couleur bleue ; j'ajoute un petit excès de réducteur, et filtre le précipité gélatineux, jaunâtre, qui s'est formé ; le liquide obtenu, parfaitement incolore, est conservé sous une couche d'huile (qui d'ailleurs oxyde assez rapidement le leucodérivé et dissout le bleu régénéré).

La solution de vert Janus traitée par l'hydrosulfite devient rouge et le vert ne peut être régénéré par oxydation ; si à la solution rouge on ajoute de l'hydrosulfite, le liquide jaunit et il se forme un précipité jaunâtre, cailleboté ; après filtrage, la solution jaune limpide que l'on recueille régénère rapidement à l'air le liquide rouge (mais pas le vert). C'est cette solution jaune que j'utilise.

Le carmin d'indigo et le rouge neutre réduits par l'hydrosulfite m'ont également rendu quelques services. J'ai utilisé également, dans

quelques cas, le précipité blanc employé autrefois par DE QUATREFAGES [précipité obtenu en mélangeant des solutions de ferrocyanure de K et d'un sel ferreux; voir sa préparation page 3, en note] (1).

2. Injection. Dissection. — Les substances sont injectées à l'aide d'une seringue de Pravaz ou, lorsqu'il s'agit d'animaux de petite taille, à l'aide d'un tube de verre effilé; dans ce dernier cas, le liquide est aspiré à la bouche, recouvert d'une goutte d'huile (préalablement déposée dans la région effilée du tube) et injecté en soufflant à la bouche ou par l'intermédiaire d'une poire en caoutchouc. Le précipité de DE QUATREFAGES est oxydé dans la lumière des vaisseaux sanguins au niveau des organes où pénètre l'O; les autres substances, solubles, sont absorbées par les cellules à travers lesquelles entre l'O ambiant, sont oxydées à leur intérieur et régénèrent la coloration primitive; en outre les réactifs de cette seconde catégorie sont, comme le précipité utilisé par DE QUATREFAGES, oxydés dans le sang, d'abord au niveau des organes respiratoires, puis, à la longue, dans différentes régions du corps.

Sauf indication contraire, l'animal est disséqué immédiatement après l'injection dans de l'eau physiologique faite avec de l'eau longuement bouillie puis refroidie; le leucodérivé en excès est dilué dans le liquide et seuls les tissus qui ont oxydé le réactif avant la dissection sont colorés. En réalité une faible partie du leuco en excès s'oxyde toujours au contact de l'eau; si l'on opère avec de l'indigo blanc, il n'y a pas grand inconvénient, car la plus grande partie de l'indigotine qui se forme à ce moment, étant insoluble dans l'eau, se présente sous forme de gros cristaux irréguliers qui peuvent être éliminés par lavage; un peu d'indigo bleu peut cependant imprégner à ce moment la surface des tissus. Si l'on opère avec les autres leucodérivés, le colorant régénéré, étant soluble dans l'eau, colore légèrement, d'une façon diffuse, la surface des tissus; la coloration des organes respiratoires est alors moins élective que dans le cas de l'indigo; ces substances donnent cependant des résultats d'une précision remarquable lorsque l'on opère sur des animaux transparents (Crevettes, certaines Ascidies), que l'on peut étudier sur le vivant, sans dissection. Enfin j'ai enlevé parfois, surtout chez les formes

(1) Je suis heureux de remercier ici M. Courtot, professeur de Chimie appliquée à la teinture à la Faculté des Sciences de Nancy, qui m'a obligeamment fourni de nombreuses indications au sujet des colorants utilisés. Je dois aussi à mon frère un certain nombre de renseignements concernant la partie technique de ce travail.

marines, l'excès de leucodérivé en lavant rapidement les tissus, immédiatement après que l'animal est ouvert, d'abord avec une solution très étendue d'hydrosulfite de soude, puis avec de l'eau physiologique; la dissection est ensuite continuée dans cette dernière.

3. Méthodes d'examen. — L'examen à l'état frais, dans l'eau physiologique, m'a rendu de grands services; c'est le seul procédé à utiliser pour suivre les tubes aérifères des Trachéates sur tout leur parcours; ces préparations obtenues après injection d'indigo blanc peuvent être conservées après fixation à l'alcool, coloration au carmin boracique et montage dans la glycérine ou la glycérine gélatinée; elles sont lutées au lut de R. du Noyer; si les animaux ont été injectés de leucodérivé du bleu de méthylène, les préparations sont fixées par le mélange de TURCHINI (1922) [solution saturée d'acide picrique, 3 vol.; formol 40 %, 1 vol.; solution saturée de molybdate d'Am, 1 vol.].

Les pièces destinées à être débitées en coupes sont fixées au sublimé ou au formol picro-acétique si les animaux ont été traités par l'indigo blanc (éviter les fixateurs à base d'acide osmique, qui réduisent l'indigo bleu) et au liquide de Turchini si l'on a opéré avec le leucodérivé du bleu de méthylène; les coupes sont colorées à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, à l'hémalum de Mayer ou au glychémalum, suivi ou non d'une coloration à l'éosine; l'emploi du chloroforme, qui dissout l'indigotine, est à éviter. Les montages de coupes renfermant de l'indigo sont faits non pas au baume du Canada, qui réduit assez rapidement l'indigotine, mais dans la glycérine ou la glycérine gélatinée.

CHAPITRE PREMIER

LA RESPIRATION CHEZ LES INSECTES

L'appareil respiratoire des Insectes est constitué par un système de tubes ramifiés, remplis d'air et s'ouvrant à l'extérieur par des stigmates. Lorsque tous les stigmates sont perméables, l'animal appartient au type respiratoire dit *holopneustique*; lorsqu'un nombre plus ou moins grand de stigmates sont obstrués, l'Insecte appartient au type *hémipneustique*; enfin lorsque tous les stigmates sont fermés ou manquent, il appartient au type *apneustique*. Nous allons étudier successivement des représentants de chacune de ces trois catégories.

I. Insectes

à appareil respiratoire du type holopneustique

A. STRUCTURE DES TRACHÉES

Les Insectes de ce groupe vivent en général dans l'air; lorsqu'ils mènent une existence aquatique, ils viennent de temps en temps à la surface pour y renouveler la provision d'air en nature qu'ils utiliseront pendant leur séjour sous l'eau.

La structure des tubes aérifères de ces Insectes varie le long de leur parcours: les troncs issus des stigmates et les innombrables ramifications auxquelles ils donnent naissance sont considérés généralement comme étant des invaginations du tégument externe et sont composés, comme celui-ci, d'une assise épithéliale chitinogène, revêtant un cylindre chitineux interne, muni d'un épaissement spiralé (filament spiral des auteurs); ces tubes sont les *trachées* proprement

dites. A un certain endroit dans les fines ramifications trachéennes, l'épaississement spiralé disparaît, et le canal devient *trachéole*. Nous examinerons d'abord la structure, puis le rôle physiologique des trachées, prises dans le sens qui vient d'être défini, pour faire ensuite une étude analogue des trachéoles.

a) *Historique* (1). — WEISMANN (1864) et POUCHET (1872) pensent que l'épithélium chitinogène est formé de cellules fusionnées, formant un manchon syncytial autour du tube chitineux; mais CHUN (1875), SEDGWICK MINOT (1876), PANTEL (1898) ont reconnu, le premier en faisant des imprégnations métalliques, l'autre en examinant des coupes tangentielles, que les cellules sont limitées par des membranes polygonales. Le cytoplasme, homogène ou finement granuleux d'après MAC LEOD, peut renfermer de très fines granulations pigmentaires verdâtres (LEYDIG, MAC LEOD) ou, parfois, de petites inclusions graisseuses (MAC LEOD). Le « filament spiral » est considéré par les auteurs comme étant un épaississement de la tunique chitineuse; ses propriétés physiques [CHUN (1875)] et chimiques [Marcel PRENANT (1924 a)] (2) diffèrent cependant de celles du reste du tube. Les zones comprises entre les tours de spire n'ont pas, elles-mêmes, une structure uniforme: CHUN et d'autres auteurs y ont révélé la présence de champs allongés ou irréguliers, ayant une grande affinité pour les matières colorantes, notamment pour le picrocarmin, qui les teint en rouge.

b) *Recherches personnelles*. — Mes recherches ont porté sur des représentants d'à peu près tous les groupes d'Insectes; j'ai étudié cependant plus spécialement un Orthoptère de la famille des Phasmides, le *Carausius morosus* Brunner v. Wattenwyl et Redtenbacher; les résultats que j'ai obtenus avec cette espèce peuvent s'appliquer, à quelques détails près — qui seront signalés au moment voulu —, aux représentants des autres groupes.

L'épithélium des gros troncs trachéens est très aplati (son

(1) Il serait superflu de passer en revue les innombrables travaux qui ont été consacrés à la structure des trachées depuis la découverte de ces organes par MALPIGHI en 1669; je me bornerai à signaler ici les seuls faits indispensables pour en faire l'étude physiologique, qui est le but principal de ce travail; le lecteur trouvera un historique du sujet dans le mémoire de MAC LEOD (1880) et dans BERLESE (1909).

(2) PRENANT a remarqué que, chez certains Insectes (larves de *Scatophaga*), l'épaississement spiral des plus gros troncs trachéens bleuit en masse par le réactif de Madelung (benzidine).

épaisseur, qui est de $4\ \mu$ environ, est le $1/100$ du diamètre du tube chitineux), si bien qu'au niveau des noyaux, qui atteignent 6 à $8\ \mu$ de diamètre, l'assise chitinogène forme des saillies accentuées; les membranes cellulaires, non discernables à l'état frais, sont bien visibles après l'imprégnation au nitrate d'argent. Le cytoplasme renferme de très petites granulations sans dimensions appréciables (Pl. I, fig. 2, g), qui donnent à l'ensemble de la cellule une légère teinte verdâtre; dans la masse du cytoplasme sont disséminés des grains très réfringents, sphériques ou allongés (Pl. I, fig. 2, s), colorés en vert plus ou moins foncé suivant les individus, mais toujours plus intense que celui des granulations précédentes. Remarquons tout d'abord qu'il n'y a pas de rapport entre l'intensité de la coloration de ces grains et la teinte des téguments du *Carausius*; cette teinte varie, suivant les individus, du vert au brun noirâtre très foncé; elle dépend de la nature et de l'intensité des radiations lumineuses [PANTEL et DE SINÉTY (1), PRZIBRAM et BRECHER (2), SCHMITT-AURACHER (3), SCHLEIP (4)]. Peut être le pigment qui imprègne les granules et sphérules de l'épithélium trachéen est-il d'origine nutritive (pigment chlorophyllien)? Je n'ai cependant pas observé de modification appréciable de sa coloration chez des animaux nourris pendant plusieurs semaines avec des feuilles de Noisetier pourpre. Le pigment vert n'est pas altéré par la chaleur; soluble dans l'alcool et les hydrocarbures liquides, il persiste dans l'HCl dilué.

Les plus gros grains sont inclus à l'intérieur d'une vacuole, réfringente elle aussi, mais plus transparente que le grain; le grain et sa vacuole constituent un ensemble analogue aux formations décrites par HOLLANDE (1909) sous le nom de sphérules dans certains globules sanguins de Coléoptères [de tels éléments ont été décrits sous des noms différents dans diverses cellules glandulaires (granules, globules, grains de ségrégation, etc.)]. Lorsque la taille du grain diminue, le diamètre de la vacuole décroît également, mais plus rapidement que celui du grain, si bien que, lorsque le diamètre de celui-ci atteint $1\ \mu$, la vacuole semble avoir disparu. Les sphérules paraissent avoir une répartition quelconque à l'intérieur du cytoplasme; elles ne semblent

(1) PANTEL (J.) et SINÉTY (R. DE). *Bull. biol. Fr. et Belg.*, LII, 1918, p. 177.

(2) PRZIBRAM (H.) et BRECHER (M^{lle} E.). *Anz. Akad. Wiss. Wien*, XIV, 1920, n° 14.

(3) SCHMITT-AURACHER (A.). *Zool. Anz.*, LIII, 1921, p. 108.

(4) SCHLEIP (W.). *Zool. Anz.*, LIII, 1921, p. 123.

pas particulièrement abondantes autour du noyau ni au voisinage de la membrane externe ou du tube chitineux. Elles réduisent légèrement l'acide osmique et se colorent en brun; elles absorbent très électivement le soudan III en prenant une teinte brun orangé pâle, mais ne se colorent pas par le bleu de Nil; ces caractères semblent indiquer que ces formations sont de nature lipoïdique. Après fixation au formol picrique et coloration à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, le grain central prend une teinte gris foncé et est entouré par une vacuole incolore. Les méthodes mitochondriales (fixation et coloration d'Altmann) mettent en évidence un chondriome dans l'épithélium trachéen; le cytoplasme est bourré en certains endroits de petites mitochondries granuleuses, dispersées dans toute la cellule; enfin, par cette méthode, la fuchsine colore l'enveloppe externe des sphérules en rouge vif.

Dans les trachées de calibre plus étroit ($10\ \mu$ de diamètre, par exemple), les fines granulations cytoplasmiques et les sphérules deviennent plus abondantes; celles-ci sont encore, dans certaines régions, distribuées sans ordre entre les noyaux mais, ailleurs, elles ont tendance à se porter à la périphérie des cellules et à y former une assise située à une distance constante de la membrane externe. Lorsque l'on passe aux trachées encore plus ténues, on se rend compte que le rapport entre l'épaisseur de l'épithélium et le diamètre de la lumière du tube augmente sensiblement; autour des tubes chitineux ayant $2\ \mu$ de diamètre, les cellules épithéliales peuvent avoir une épaisseur de $10\ \mu$, supérieure à celle du manchon qui entoure une trachée d'un demi-millimètre de diamètre! Dans ces fines trachées, presque toutes les sphérules sont à la périphérie de la matrice chitinogène et, sur les coupes optiques, elles paraissent alignées à 2 ou $3\ \mu$ de la membrane externe des cellules (cas des trachées qui entourent l'ovaire; voir Pl. I, fig. 3, s). Au voisinage d'un noyau, la couche des sphérules passe soit du côté de la membrane externe, soit du côté du tube chitineux; quelques sphérules s'en détachent et forment un petit amas périnucléaire. D'une façon générale, les fines granulations cytoplasmiques et les sphérules deviennent plus denses à mesure que le diamètre des trachées diminue.

B. FONCTION DES TRACHÉES

a) *Historique.* — La plupart des auteurs ne reconnaissent aux tubes aérifères munis d'un épaissement spiral qu'un rôle conducteur des gaz: ils pensent que l'épaisseur de la tunique chitineuse est trop grande pour permettre à ceux-ci de traverser la paroi des canaux; l'O

ne passerait dans le milieu interne qu'au niveau des trachéoles, où, nous le verrons, la tunique chitineuse atteint une minceur extrême.

J. MARTIN (1893) a remarqué, en examinant les larves qu'il a injectées d'indigo réduit, qu'il s'était formé « un dépôt nuageux de très fines granulations d'indigo » autour des dernières ramifications trachéennes; et cet auteur poursuit : « autour des troncs d'origine, il ne se montre rien de semblable, le long de leur parcours, jusqu'à une distance assez considérable »; il conclut : « L'osmose de l'oxygène est localisée exclusivement dans les dernières ramifications, là où le fil spiral chitineux a disparu. Les gros troncs ne servent que de tubes conducteurs ».

On a cependant démontré que les parois des trachées de divers Insectes, même celles des canaux de très gros calibre, sont perméables aux gaz [expériences de FRANKENBERG (1915) sur les vésicules aériennes des larves de Corèthre, de KREUSCHER (1922) sur les trachées des chenilles de Sphingides] et l'on a pu supposer que, chez l'animal vivant, ces tubes peuvent livrer passage à l'O.

b) *Recherches personnelles.* — Je me suis rendu compte, en répétant chez les *Carausius* les expériences d'injection de J. MARTIN, que l'épithélium trachéen des Insectes possède un pouvoir oxydant très net. Après avoir introduit dans la cavité générale d'un *Carausius* adulte une faible quantité d'indigo blanc (0,10 cm³), l'animal prend pendant quelque temps une attitude cataleptique, puis se comporte comme un individu normal et survit pendant au moins plusieurs semaines sans paraître incommodé. Disséqué, quelques instants après l'injection, dans l'eau physiologique privée d'O, il présente dans la partie du corps voisine du point d'injection une coloration bleu intense de tous les organes; si l'on examine un fragment de tube digestif, par exemple, à un fort grossissement, on voit que la coloration est localisée uniquement sur l'appareil aérifère; l'épithélium des tubes à filament spiral, notamment, a absorbé très électivement le réactif injecté, et l'a oxydé en le transformant en indigo bleu. On remarque immédiatement que la teinte bleue est d'autant plus vive que la lumière du conduit trachéen est plus étroite.

Dans les trachées de très grande dimension, le bleuissement est à peine discernable aux faibles grossissements; un examen plus approfondi montre que de très fines granulations cytoplasmiques sont devenues bleu ciel très pâle; l'indigo bleu est précipité à leur intérieur sans doute à l'état cristallin, mais les dimensions de ces cristaux sont trop réduites pour qu'on puisse en faire l'analyse. En certains endroits, les granulations cytoplasmiques sont tellement serrées les unes contre

les autres que l'on croit observer, sur des préparations à l'état frais, des plages ayant une coloration uniforme. Les sphérules sont, elles aussi, colorées en bleu pâle, mais leur teinte paraît plus accentuée que celle des granulations. Souvent le pôle des cellules épithéliales qui est en contact avec le tube chitineux est seul coloré, ou bien présente un bleuissement plus vif que la région externe de ces cellules.

On peut se demander si le bleuissement des granulations et sphérules de la tunique chitinogène n'est pas artificiel, si l'oxydation de l'indigo blanc à leur contact a une signification physiologique ou bien si elle n'est pas due à la présence d'O dans l'eau physiologique. Il est en effet pratiquement impossible d'obtenir par ébullition, même prolongée, une eau totalement exempte d'O; de plus quand on sale l'eau bouillie, quand on la verse dans la cuvette à dissection, pendant que l'on dissèque même, le liquide dissout une petite quantité d'oxygène. Il en résulte parfois un léger bleuissement de divers organes (tube digestif, glandes salivaires, etc.), bleuissement qui est dû à l'oxydation par l'O dissous dans l'eau de l'indigo blanc qui peut imprégner plus ou moins les cellules périphériques (1). Mais on distingue facilement la coloration des tissus demeurés vivants de celle que nous avons signalée plus haut dans l'épithélium trachéen : 1° le bleuissement de l'intestin, des glandes salivaires n'apparaît que lorsque l'animal est disséqué; il est toujours très lent, et met plusieurs minutes à se révéler; il s'effectue plus rapidement, mais toujours au bout d'un temps très appréciable, lorsque l'eau n'a pas été bouillie; au contraire, l'oxydation de l'indigo blanc dans l'épithélium des trachées s'effectue en quelques secondes (on l'observe déjà quand on a ouvert l'animal immédiatement après l'injection); 2° le bleuissement des organes n'intéresse souvent que la périphérie de leurs cellules superficielles; par contre, nous l'avons vu plus haut, la coloration de l'épithélium trachéen peut souvent être fixée uniquement dans la partie profonde des cellules, qui est en contact avec le tube chitineux. Quant à la coloration des tissus morts, elle se distingue également avec facilité : alors que l'indigo bleu de l'épithélium trachéen est fixé

(1) Cette imprégnation a lieu, mais faiblement, lorsque les tissus demeurent vivants (noyaux non colorés); nous verrons, à la fin de ce travail, quelle signification on peut attribuer à ce phénomène. L'imprégnation est beaucoup plus intense lorsque les tissus sont mortifiés, soit parce que l'on a injecté une trop grande quantité de réactif, soit parce que les animaux séjournent depuis longtemps dans la cuvette à dissection; elle est toujours violente dans les tissus voisins du point d'injection; il s'agit alors d'une teinture.

sur des granules et sphérules cytoplasmiques, celui qui est fixé sur les différents organes morts colore le cytoplasme d'une façon diffuse ; de plus le noyau des tissus mortifiés se colore.

Une autre cause d'erreur est à signaler : lorsqu'on dissèque l'Insecte une demi-heure au moins après l'injection, on voit que certaines cellules excrétrices (néphrocytes, quelques tubes de Malpighi) ont une coloration bleue parfois assez intense : ces éléments éliminent le réactif injecté en l'oxydant dans leur cytoplasme ; nous reviendrons plus loin sur ce point (1).

L'oxydation de l'indigo blanc dans les cellules épithéliales des trachées de petit calibre s'opère d'une façon analogue, mais dans ce cas l'intensité du bleuissement est considérablement augmentée ; d'une façon générale, la coloration de l'épithélium trachéen s'accroît à mesure que les ramifications deviennent de plus en plus ténues ; toujours les sphérules ont une teinte plus vive que celle des grains cytoplasmiques. Il arrive parfois que, dans une région donnée, certaines trachées sont vivement colorées, tandis que leurs voisines sont demeurées incolores ; on peut même faire cette remarque en suivant un même tronc trachéen ; ces différences tiennent sans doute à une circulation défectueuse du liquide injecté.

Je n'ai remarqué, dans aucun cas, une variation de l'intensité de la coloration en face des épaississements spiraux, ni au niveau des zones chitineuses chromophiles signalées par CHUN (voir page 11).

Il semble bien que les granulations cytoplasmiques indigophiles correspondent, au moins en partie, aux formations mitochondriales signalées dans l'épithélium trachéen.

Retenons donc que, en général, la matrice chitinogène des trachées possède un pouvoir oxydant d'autant plus intense que le diamètre des tubes est plus petit ; nous aurons à examiner plus loin l'interprétation de ce résultat.

C. STRUCTURE DES TRACHÉOLES ET DES CELLULES TRACHÉOLAIRES

Terminant le paragraphe qu'il consacre à l'étude de la structure de l'appareil respiratoire des Insectes, HOULBERT (1920) écrit (p. 125) : « Inutile de parler ici du mode de terminaison des trachées à l'inté-

(1) Il n'a pas été tenu compte des résultats observés tout près du point d'injection, où les tissus sont tués par le réactif et bleuis d'une façon uniforme.

rieur des organes ; c'est un sujet très peu connu et sur lequel les auteurs ne sont pas d'accord. » Il faut reconnaître en effet que, depuis les nombreuses années qu'il est posé, ce problème de la terminaison des trachées a prêté à d'innombrables controverses ; le rapide examen historique qui va suivre permettra de s'en rendre compte.

a) *Historique.* — Déjà en 1849, HERMANN MEYER a remarqué que, chez les Papillons, les Syrphes et les Ichneumons, les ultimes ramifications des tubes à épaississement spiral perdent brusquement leur filament pour devenir un capillaire très ténu, la trachéole, pénétrant et se continuant à l'intérieur d'une cellule étoilée ; KÆLLIKER (1857), WEISMANN (1863 et 1864), MAX SCHULTZE (1865), PANTEL (1898), PRENANT (1900), HENNEGUY (1904), GEIPEL (1915) font des constatations analogues chez divers groupes d'Insectes ; tous ces auteurs affirment que les trachéoles sont intracellulaires (PRENANT en donne une preuve manifeste) ; aucun d'eux ne signale d'anastomoses entre les cellules étoilées (que PANTEL appelle cellules trachéolaires), ni entre les trachéoles ; les uns disent explicitement, ou laissent sous-entendre, que les trachéoles se terminent dans la cellule trachéolaire ; les autres avouent ignorer le mode de terminaison de ces capillaires.

D'autres auteurs croient bien, eux aussi, que les trachéoles sont intracellulaires, mais ils prétendent que les cellules multipolaires sont soudées les unes aux autres par leurs prolongements, de façon à former un réseau syncytial dont le cytoplasme est parcouru par les trachéoles ; telle est l'opinion de LEYDIG, WIELOWIEJSKI (1882), LOWNE (1892-1895), ENDERLEIN (1899), DE SINÉTY (1901), BONGARDT (1903), PORTIER (1911), RIEDE (1912), WILLIAMS (1916-1917), etc. Parmi ceux-ci, les uns, tels PORTIER, RIEDE, affirment que les trachéoles se terminent en cœcum à l'intérieur des cellules trachéolaires, tandis que, pour d'autres, ces capillaires s'anastomosent pour constituer un réseau aérifère (WIELOWIEJSKI, DE SINÉTY). Parmi les auteurs qui ont cru à l'anastomose des trachéoles, une mention spéciale doit être faite à E. HOLMGREN (1896) : cet observateur prétend que les trachéoles, au voisinage des trachées qui leur donnent naissance, sont logées dans l'épaisseur des cellules pluripolaires (qu'il appelle cellules de passage), puis que ces capillaires sont réunis par un réseau à mailles fermées constitué par de fins canalicules creusés à l'intérieur de cellules spéciales, placées bout à bout, à noyau très petit, et dont l'ensemble constitue ce que E. HOLMGREN appelle l'épithélium capillaire. WAHL (1899) soutient une opinion assez analogue.

Tous les auteurs précédents, qu'ils croient ou non à l'anastomose des cellules trachéolaires ou à celle des trachéoles, affirment que les

éléments à l'intérieur desquels sont logés les trachéoles sont des cellules spéciales, que certains considèrent même comme formant le tissu conjonctif des Insectes. Un certain nombre d'auteurs cependant ont prétendu que les ultimes ramifications trachéennes pénètrent non pas dans de telles cellules particulières, mais dans le cytoplasme des cellules des différents organes; ainsi KUPFFER (1873) et KÆLLIKER (1889) disent les avoir vu pénétrer dans les cellules glandulaires de divers Insectes, EMERY (1884) dans des globules graisseux d'une Luciole, HEINEMANN (1872) et WIELOWIEJSKI (1889 et 1890) dans les cellules lumineuses de Coléoptères phosphorescents, THULIN (1908) dans les cellules adipeuses d'*Ergastes faber*.

Dans cette catégorie d'auteurs, je range RAMON y CAJAL (1888, 1890 et 1905) qui, en appliquant la technique des imprégnations métalliques, met en évidence, dans les muscles des pattes et des ailes, des capillaires trachéens formant un réseau délicat, logé dans l'épaisseur du sarcoplasme, entre les colonnettes primitives de la substance musculaire. LEYDIG (1885), LIMBECK (1885), KÆLLIKER (1888) signalent également une pénétration des fines ramifications aérifères à l'intérieur des muscles. Cependant FUSARI (1894) n'admet pas que le réseau intramusculaire décrit par CAJAL est de nature trachéenne; VERATTI (1902) repousse, lui aussi, l'interprétation donnée par CAJAL : les imprégnations métalliques mettent bien en évidence dans les muscles des Insectes un délicat réseau noir, mais celui-ci s'obtient également lorsque l'on opère avec des muscles d'animaux dépourvus de trachées (Crustacés) : l'appareil réticulaire observé par CAJAL ne représenterait pas des ramifications trachéennes. E. HOLMGREN (1907), reprenant ses études en utilisant la méthode de CAJAL, arrive à cette conclusion que les rameaux trachéens pénètrent à l'intérieur de la fibre musculaire, où ils formeraient un réseau trophospongia typique, qui entoure les colonnettes musculaires (ces rameaux entreraient dans l'élément musculaire accompagnés de leur cytoplasme). SANCHEZ (1907) retrouve la disposition décrite par CAJAL; divers auteurs, notamment Ch. PÉREZ (1910), POYARKOFF (1910), KIELICH (1918), KÆPPEN (1921) voient pénétrer, eux aussi, des ramifications trachéennes à l'intérieur des muscles; A. PRENANT (1911) observe que, chez la larve de l'Éstre du Cheval, les conduits aérifères ne dépassent guère le sarcolemme; ATHANASIU et DRAGOIU (1913 et 1915), utilisant les imprégnations métalliques, les voient traverser le sarcolemme et pénétrer entre les colonnettes contractiles des muscles alaires de l'Hydrophile; avant de franchir le sarcolemme, les trachéoles donnent de nombreuses ramifications aux « cellules conjonctives » qui sont à la surface de la fibre musculaire; dans les muscles

des pattes de cet Insecte, les capillaires s'arrêtent dans le sarcolemme : les muscles des ailes travaillent davantage que ceux des pattes ; ils auraient besoin, disent ces auteurs, de recevoir davantage d'O que ces derniers.

KÖPPEN (1921) prétend que, chez le Dytique, les capillaires trachéolaires pénètrent à l'intérieur du tissu nerveux.

Enfin, nouvelle opinion encore : WISTINGHAUSEN (1890), à l'encontre de tous les auteurs précédents, qui croient que les ultimes ramifications des trachées sont endocellulaires, pense que les capillaires aérifères sont péricellulaires : cet auteur remarque que ces tubes s'anastomosent à la surface des glandes séricigènes des Chenilles sans pénétrer dans les cellules glandulaires ; ils sont formés par la membrane péritonéale qui revêt la glande, et sont logés entre cette membrane et les cellules glandulaires, mais sans faire corps avec le cytoplasme.

Les opinions émises sont, on le voit, loin d'être concordantes. Les trachéoles sont-elles en rapport avec des cellules spéciales (cellules trachéolaires) ou avec les cellules propres des organes ? Pénètrent-elles à l'intérieur du cytoplasme de ces cellules ? Les cellules trachéolaires sont-elles isolées, ou anastomosées entre-elles ? Les trachéoles se terminent-elles librement ou bien sont-elles anastomosées ? Telles sont les questions que suggèrent cette rapide revue historique, et auxquelles nous allons essayer de répondre.

b) *Recherches personnelles.* — Il est nécessaire, pour obtenir des images précises de l'appareil trachéolaire, d'isoler à l'état frais l'ensemble des tubes aérifères des tissus sous-jacents ; l'étude de coupes histologiques permettra, par la suite, de préciser certains détails. La « membrane péritonéale » qui recouvre l'ovaire des *Carausius* adultes constitue un matériel de choix : lorsque les œufs sont au voisinage de la maturité, on détache assez facilement la gaine ovigère qui les entoure ; en dilacérant celle-ci, on arrive à séparer l'épithélium de la gaine et la membrane extrêmement ténue qui le recouvre ; les cellules qui composent cette membrane sont, nous allons le voir, les éléments dans lesquels se terminent les capillaires aérifères.

α) *Passage des trachées aux trachéoles.* — Cette membrane, étalée entre lame et lamelle et examinée au faible grossissement, se présente, comme chez les *Leptynia attenuata* [DE SINÉTY (1901)], sous l'aspect d'un réseau à mailles irrégulières tendu entre des trachées (Pl. I, fig. 1). A un grossissement puissant, on reconnaît que les ultimes ramifications des tubes chitineux trachéens, qui ont un diamètre de 2 μ environ, ont conservé un épaissement spiral relativement épais, à

tours bien distincts les uns des autres (Pl. II, fig. 4); puis le diamètre du conduit chitineux se rétrécit sur une longueur de 2 à 3 μ , de façon à former un tronc de cône plus ou moins écrasé; ensuite le diamètre du tube conserve une valeur sensiblement constante (1 μ 5 environ) sur une grande longueur; c'est ce canal ténu que nous avons désigné avec PANTEL sous le nom de *trachéole*. A l'endroit précis où le canal aérifère commence à se rétrécir, l'épaississement spiral s'atténue; déjà peu marqué à l'endroit où la petite base du tronc de cône se raccorde avec la trachéole, l'épaississement n'est plus représenté, dans la partie initiale de cette dernière, que par quelques légères aspérités qui s'effacent de plus en plus pour ne plus former, finalement, que de légères ondulations transversales bientôt imperceptibles (Pl. II, fig. 4).

β) *Nature chimique des trachéoles*. — Les capillaires trachéolaires présentent les réactions de la chitine : après passage dans la potasse, ils se colorent, comme les canaux à filament spiralé, en brun violacé avec l'iode dissous dans le chlorure de calcium, et en brun plus ou moins foncé avec l'acide pyrogallique agissant sous l'action de la lumière (RACOVITZA).

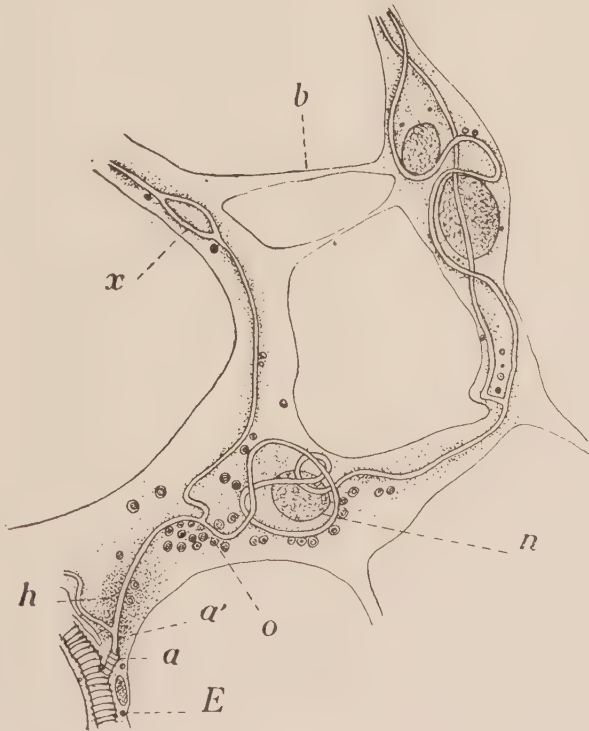
γ) *Trajet des trachéoles dans la « membrane péritonéale »*. — A l'endroit où la trachée devient trachéole, l'épithélium trachéen se prolonge par un ruban cytoplasmique excessivement mince (Pl. I, fig. 1 et 3) à l'intérieur duquel, on s'en rend compte sur des coupes (v. Pl. II, fig. 5, *t* et Pl. III, fig. 7, *a*), est logée la trachéole. La bride cytoplasmique, après avoir parcouru une certaine distance, s'élargit fortement pour s'anastomoser avec des rubans voisins, renfermant, eux aussi, des canaux trachéolaires; à l'endroit où elles se rejoignent, les brides forment une lame renfermant ordinairement un noyau; l'ensemble de la lame et des bras qui en divergent constitue une cellule étoilée. La trachéole que nous avons suivie jusqu'à présent traverse le cytoplasme du carrefour nucléé et poursuit son parcours à l'intérieur d'un autre prolongement cytoplasmique; celui-ci la conduit à un nouveau carrefour, que la trachéole traverse pour s'engager dans un nouveau ruban de cytoplasme. La préparation est donc constituée par un ensemble de cellules étoilées, réunies les unes aux autres par leurs bras, sans qu'il soit possible de discerner, même après imprégnation au nitrate d'argent, la limite des territoires cellulaires; le tout forme un réseau syncytial tendu entre des canaux à épaississement spiral, réseau dont les nœuds sont constitués par les plages nucléées et dont les fenêtres sont limitées par les prolongements cellulaires. Aux points où les cellules étoilées se rattachent à l'épithélium trachéen, il m'a été impossible d'apercevoir, même après imprégnation argentique, une membrane cellulaire. La même trachéole emprunte ainsi sur son

trajet plusieurs cellules étoilées successives ; avec PANTEL, je désignerai celles-ci sous le nom de *cellules trachéolaires* (1).

Il arrive très souvent qu'après avoir parcouru un trajet plus ou moins long à l'intérieur de la première cellule trachéolaire, la trachéole se bifurque ; les deux branches, d'abord divergentes, cheminent bientôt parallèlement l'une à l'autre dans le bras cytoplasmique jusqu'au moment où une nouvelle bifurcation apparaît ; plusieurs trachéoles peuvent ainsi cheminer côte à côte dans le même prolongement, en

Fig. I.

Cellules trachéolaires prélevées sur la gaine ovigère d'un *Carausius morosus* Brunn. et Redtenb. injecté d'indigo blanc : *a*, ultime ramification trachéenne ; *E*, épithélium trachéen ; *a'*, trachéole ; *b*, granulations et *o*, sphérules cytoplasmiques qui oxydent l'indigo blanc ; *n*, noyau d'une cellule trachéolaire, autour duquel est pelotonnée une ramification trachéolaire ; *b*, prolongement cytoplasmique dépourvu de trachéole ; *x*, bifurcation trachéolaire suivie d'une anastomose (Étalement à l'état frais ; alcool à 70° ; carmin boracique) $\times 1200$.



général dans la région axiale ; deux capillaires voisins peuvent se croiser, pour redevenir bientôt parallèles entre eux ; il peut se faire aussi, mais assez rarement, qu'à l'intérieur d'un bras un tube se pelotonne une ou deux fois sur lui-même pour reprendre ensuite une direction rectiligne parallèle à celle qu'il avait suivie précédemment (fig. I) ; je n'ai

(1) Le terme de « cellule terminale des trachées » donné par les auteurs anciens doit être rejeté, puisque, au moins dans l'exemple étudié, les trachéoles ne se terminent pas dans la première cellule étoilée qu'elles traversent en partant de la trachée.

jamais vu de trachéole rebrousser chemin. La particularité suivante a été observée une seule fois (fig. I, α) : deux ramifications d'une trachéole remplie d'air, donc bien visibles, se sont réunies 10 μ après leur bifurcation pour reconstituer le tube unique primitif. Lorsque la trachéole pénètre dans le corps cellulaire (carrefour nucléé), elle contourne le noyau en décrivant un arc de cercle (elle peut même, mais très rarement, décrire un ou deux cercles complets autour du noyau) : la cellule étant très peu épaisse, la couche de cytoplasme comprise entre le noyau et les membranes cellulaires est trop mince pour livrer passage au canalicule aérifère et, en fait, on n'observe que rarement les trachéoles au-dessus ou au-dessous du noyau. Souvent la trachéole se bifurque en entrant dans le carrefour nucléé et en général les deux rameaux s'écartent définitivement l'un de l'autre, en contournant le noyau, pour s'engager dans deux bras cytoplasmiques différents. Il peut se faire qu'en sortant de la trachée la trachéole pénètre immédiatement dans un carrefour nucléé et cette cellule a alors l'aspect d'une « Tracheenendzelle » des anciens auteurs. Dans un bras cytoplasmique circulent non seulement les rameaux issus d'une même trachéole principale, mais la plupart du temps on y trouve aussi, parallèles aux précédents, des rameaux provenant d'une autre trachéole principale ; ces derniers peuvent soit se diriger dans le même sens que les précédents, soit venir en sens inverse ; on trouvera de telles dispositions représentées dans la Pl. I, fig. I, *t*. Les tractus cytoplasmiques les plus larges ne sont pas toujours ceux qui renferment le plus grand nombre de trachéoles ; enfin il y a des tractus extrêmement ténus qui sont dépourvus de capillaires aérifères (fig. I, *b*).

Remarquons que les tubes trachéolaires distribuent bien les gaz en nature (PANTEL), et non à l'état dissous dans un liquide qui remplirait les capillaires (HOLMGREN et autres auteurs) : si l'on a soin d'examiner des cellules trachéolaires d'un animal fraîchement tué, en ayant soin de faire reposer la lamelle sur des cales (papier à cigarettes), on voit que les trachéoles contiennent de l'air ; celui-ci reflue lentement vers la trachée, et la trachéole a alors une réfringence voisine de celle du cytoplasme des cellules étoilées ; c'est cet aspect qui a probablement induit HOLMGREN en erreur (1).

(1) On sait que, chez les larves d'Insectes qui sont encore dans l'œuf ou qui viennent d'éclore, les trachées sont remplies par un liquide qui, brusquement, disparaît pour faire place à un gaz ; les mêmes phénomènes s'observent à chaque mue, que les Insectes aient un appareil respiratoire des types holopneustique, hémipneustique ou apneustique [v. KELIN (1924)] ; mes recherches ont porté uniquement sur des *Carausius* de grande taille, en dehors des périodes de mue.

Le moment serait venu d'étudier le mode de terminaison des trachéoles dans le réseau des cellules étoilées ; mais les animaux qui ont reçu une injection d'indigo blanc constituant un matériel favorable à cette étude, le sujet sera examiné plus loin (page 27).

δ) *Caractères histologiques des cellules trachéolaires.* — Les noyaux des cellules trachéolaires sont, nous l'avons vu, localisés de préférence dans les plages formées par la réunion de plusieurs brides cytoplasmiques ; chacun de ces carrefours en renferme le plus souvent un, rarement deux. Vus de face, ces noyaux ont une forme ovoïde, parfois sphérique (Pl. I, fig. 3, n) ; leurs dimensions sont assez grandes (10 à 15 μ suivant le grand axe, 5 à 8 μ suivant le petit axe) ; vus de profil, ils se montrent très aplatis (quelques μ seulement d'épaisseur). Leur chromatine est finement granuleuse ; le carmin boracique les colore énergiquement et met en évidence un énorme nucléole. Sur des préparations colorées à refus par cette substance, je n'ai pu observer l'épithélium à petits noyaux qui, d'après HOLMGREN (1896) réunirait entre elles les cellules étoilées ; ces petits noyaux, s'ils existaient, auraient certainement été colorés par le carmin ; il faut donc admettre que « l'épithélium capillaire » de HOLMGREN n'existe pas ; DE SINÉTY (1901) a d'ailleurs fait déjà une constatation analogue chez les *Leptynia* ; peut-être HOLMGREN a-t-il pris pour des noyaux de petite taille des sphérules qui bordent les trachéoles et qui, dans les tractus étroits, sont disposées assez régulièrement de part et d'autre du capillaire.

Le cytoplasme renferme, au voisinage immédiat de chaque capillaire aérifère, de très fines granulations incolores, peu réfringentes, qu'il est très difficile d'observer sur le frais, mais qu'on met bien en évidence par la solution iodo-iodurée de Lugol ou mieux par une solution de vert Janus de Hoechst dans l'eau physiologique ; au bout de quelque temps, dans ce dernier cas, ces grains minuscules sont colorés en vert bleuâtre ; ils sont particulièrement denses au contact de la trachéole et il semble au premier abord que, près du capillaire, la coloration verte est continue ; ces corpuscules s'écartent de plus en plus les uns des autres à mesure que l'on s'éloigne de la trachéole et, à une certaine distance de celle-ci, ils ont totalement disparu ; le cytoplasme est alors hyalin et très transparent. Les granules accompagnent la trachéole dans tous les détours qu'elle décrit à l'intérieur de la bride cytoplasmique et sont aussi abondants lorsque le capillaire suit le bord d'un tractus que lorsqu'il en occupe la région axiale ; ils sont absents, ou tout au moins peu abondants, dans les brides dépourvues de trachéole. Leur présence est donc bien liée à celle du canalicule aérifère. Le cordon qu'ils forment autour des trachéoles

n'est pas uniforme : il est assez étroit sur une certaine longueur, pouvant atteindre une vingtaine de μ , à partir du rétrécissement qui sépare la trachée de la trachéole, puis il s'élargit brusquement sur une longueur de 10 à 20 μ , parfois 50 ou 80 μ environ, pour ensuite se rétrécir d'une façon plus ou moins régulière à mesure que la trachéole s'éloigne de la trachée. Il existe, autour de chaque noyau, un amas de granules qui émet dans tous les sens des prolongements radiaux réunis entre eux par des files granulaires transversales ; ce réseau granuleux périnucléaire se rattache aux gaines péritrachéolaires (Pl. I, fig. 3, n).

Après fixation par les liquides d'Altmann ou de Benda, suivie d'une coloration à la fuchsine anilinée, *certaines* au moins (je ne peux dire *la totalité*) des granulations vues sur le frais, sont colorées en rouge, ce qui permet de croire que ce sont des formations mitochondriales.

Dans le manchon formé par les granulations cytoplasmiques sont disséminées des sphérules très réfringentes ayant tous les caractères de celles qui ont été signalées dans l'épithélium trachéen ; elles sont solubles dans l'alcool à 90°, et la place qu'elles occupaient est marquée par une vacuole incolore ; elles ne se colorent pas par l'iode ioduré, brunissent faiblement en présence de l'acide osmique, se colorent d'une façon très élective en brun jaunâtre par le soudan III, mais n'absorbent pas le bleu de méthylène nouveau ; après fixation et coloration par les méthodes d'Altmann, leur paroi prend une teinte rouge vit ; ce sont donc sans doute des formations lipoidiques. Ces éléments sont de part et d'autre des trachéoles, à quelque distance des capillaires ; ils peuvent être isolés, mais le plus souvent ils sont alignés, par groupes de 3 à 5, parallèlement à la direction générale des canaux trachéolaires ; dans la région nucléée, ces chapelets sont composés d'un plus grand nombre d'éléments ; parfois l'alignement est rompu et les sphérules forment un amas irrégulier ; ceci se produit dans les boucles et aussi aux points de bifurcation, dans l'angle que forment les deux rameaux. Les sphérules sont rares ou absentes dans les tractus cellulaires dépourvus de trachéoles. La distribution de ces éléments est donc en rapport étroit avec la répartition des trachéoles dans les cellules trachéolaires : on remarquera de plus que ces formations sont localisées à la périphérie de la zone granuleuse péritrachéolaire. On peut se demander si grains mitochondriaux et sphérules ne sont pas, comme le fait a été si souvent observé dans les cellules glandulaires, les deux étapes d'une sécrétion cellulaire, si les sphérules lipoidiques ne sont pas le point d'aboutissement de l'évolution des mitochondries granuleuses.

D. FONCTION DES TRACHÉOLES ET DES CELLULES

TRACHÉOLAIRES

La plupart des auteurs pensent que l'O trachéen passe dans l'organisme au niveau des capillaires trachéolaires. Les expériences suivantes vont le démontrer :

Sur la « lame péritonéale » de la gaine ovigère d'un *Carausius* qui vient de recevoir une injection intracœlomique d'indigo blanc, on constate que les cellules trachéolaires prennent une teinte bleue beaucoup plus foncée que celle de l'épithélium trachéen ; si l'injection a été peu abondante, l'épithélium est à peine coloré, tandis que les cellules étoilées sont bleu marine (1). MARTIN (1893) signale bien que, tout autour des dernières ramifications trachéennes, « là où le fil spiral chitineux a disparu », il se forme « un dépôt nuageux de très fines granulations d'indigo enveloppant chaque rameau trachéen comme d'une atmosphère légère » ; mais cet auteur ne spécifie pas que la précipitation de l'indigotine se fait à l'intérieur même de la cellule trachéolaire, dont il ignore l'existence.

Chez les *Carausius* adultes qui ont reçu dans la région postérieure du corps 0,25 cm³ d'indigo blanc, on voit que le bleuissement des cellules trachéolaires de l'ovaire est localisé sur les sphérules et sur des granulations cytoplasmiques qui entourent les capillaires aérifères ; je ne peux affirmer que toutes les granulations pérित्रachéolaires sont bleues (elles sont trop serrées les unes sur les autres pour qu'on puisse discerner celles qui pourraient ne pas être colorées) ; je ne peux affirmer non plus, pour la même raison, que les granulations bleues sont celles qui sont mises en évidence par les préparations mitochondriales ; ce qui est à retenir c'est que, chez un animal ayant reçu une injection modérée d'indigo réduit, cette substance est oxydée presque immédiatement par des granulations du cytoplasme des cellules trachéolaires et par les sphérules ; ce n'est que lorsque l'injection est brutale que le noyau et le cytoplasme de ces éléments bleussent d'une façon diffuse.

(1) J. MARTIN (1893), qui affirme que l'indigo blanc n'est oxydé qu'autour des ramifications trachéennes dépourvues de fil spiral, n'a observé sans doute que des animaux n'ayant reçu qu'une faible dose de réactif et la coloration bleu pâle de l'épithélium trachéen lui aurait échappé.

Les grains qui sont au voisinage immédiat des trachéoles sont les plus foncés et, étant donné leur grande densité, ils semblent former une mince assise bleue continue, appliquée sur le conduit ; à mesure que, à un niveau donné, on s'écarte du capillaire, les corpuscules pâlisent de plus en plus, et, finalement, la région marginale des cellules est incolore.

L'intensité de la coloration de la gaine granuleuse varie le long de la trachéole : les granulations indigophiles sont peu denses et ont une teinte bleu pâle dans la région qui fait suite immédiatement au rétrécissement tronc-conique du tube aérifère ; puis brusquement elles deviennent plus denses et beaucoup plus vivement colorées à l'endroit où le cordon présente l'élargissement maximum signalé plus haut ; à ce niveau, les grains forment un épais nuage bleu marine qui masque complètement le tube trachéolaire ; à partir de là, la gaine bleue se rétrécit, masquant complètement en certains endroits le capillaire chitineux, tandis qu'ailleurs celui-ci apparaît à travers un léger nuage de granules bleu pâle. Enfin il arrive un moment où le capillaire n'est plus recouvert que par une très mince assise de grains bleus appliqués étroitement contre sa paroi ; le conduit devient de plus en plus étroit mais il conserve sa lumière ; les trachéoles ne sont donc pas, comme le croit HOLMGREN (1907), pleines à partir d'une certaine distance de la trachée. Je me suis bien rendu compte de ce fait en mettant pendant 24 h., dans le but d'obtenir des préparations mitochondriales, des cellules trachéolaires étalées et fixées au formol ou au liquide d'Altmann en contact avec la fuchsine anilinée d'Altmann. Un *Carausius* entier, tué par un séjour dans des vapeurs d'éther, ou par enfoncement dans la tête d'une aiguille rougie, étant plongé pendant 30 h. dans un tube à essais contenant de l'eau d'aniline colorée par de la fuchsine acide, a la lumière de ses tubes aérifères remplie de colorant sur une longueur parfois considérable ; l'épithélium trachéen et les cellules trachéolaires n'ont pas absorbé le colorant, et celui-ci n'a pas diffusé dans la cavité générale. Ce liquide coloré peut, comme ceux qu'ont utilisé JOLY (1849) (bleu de Prusse délayé dans l'essence de térébenthine), PORTIER (1911) et KROGH (1920 *b*) (solutions oléo-éthérées ou savonneuses colorées par l'alcanine ou la cyanine, graisse colorée par le soudan ou l'alcanina), TIKHOMIROV (1923) (solution de bleu de Prusse), servir à mettre en évidence des orifices stigmatiques et des trachées. A noter que je n'ai pu obtenir qu'une injection très imparfaite (souvent nulle) des tubes aérifères lorsque le *Carausius* est plongé à l'état vivant dans la solution de fuchsine : l'animal ferme sans doute ses orifices stigmatiques et meurt dans cet état ; le liquide coloré ne peut alors pénétrer par capillarité dans les trachées.

La gaine d'indigo bleu qui, chez les *Carausius* injectés d'indigo réduit, souligne les contours des trachéoles, permet de suivre ces capillaires assez facilement jusqu'à leur extrémité distale, et l'on voit que les trachéoles se terminent sans s'anastomoser entre elles.

Dans toute l'étendue des trachéoles, les sphérules ont une coloration bleu marine dont l'intensité ne semble pas, autant qu'on en peut juger, varier avec la distance de ces formations aux canalicules aérières.

L'indigo blanc peut pénétrer parfois dans la lumière des trachées et des trachéoles à la suite de lésions faites au moment de l'injection ; le réactif bleuit au contact de l'O renfermé dans les tubes et permet de suivre ceux-ci sur de grandes longueurs (MARTIN), mais pas toutefois jusqu'à l'extrémité des trachéoles : tandis que l'indigotine précipite au contact des granules et sphérules sous forme de grains ultramicroscopiques, elle se dépose dans les tubes sous forme de gros cristaux souvent irréguliers, parfois lamellaires ou bactériiformes. Lorsque le calibre du conduit est assez large (trachées et même région proximale de certaines trachéoles), les cristaux sont accolés aux parois chitineuses et laissent libre la région axiale du tube ; lorsque la lumière de la trachéole devient très étroite, les cristaux forment une colonne continue qui s'étend parfois sur plus d'une centaine de μ ; plus loin, cette colonne est interrompue à peu près régulièrement par des espaces incolores ; plus loin encore, la lumière de la trachéole ne renferme plus du tout d'indigo bleu. Cette disposition peut s'expliquer de la façon suivante : lorsque l'indigo blanc, qui est liquide, pénètre dans la trachéole, il se forme, au contact de l'air que celle-ci renferme, un chapelet de Jamin ; puis les tronçons d'indigo blanc séparés par des bulles d'air s'oxydent, et leur place est alors marquée par un segment d'indigo bleu ; lorsque l'on fait la préparation de cellules trachéolaires, les bulles d'air du chapelet refluent vers la trachée en s'infiltrant entre les cristaux d'indigotine, qui, eux, demeurent sur place : les espaces occupés par les bulles restent donc incolores et alternent avec les tronçons bleus. De telles dispositions ont été observées chez tous les Insectes autres que les *Carausius* que j'ai disséqués ; je n'y reviendrai donc pas par la suite.

Il est à remarquer que granules et sphérules ne présentent pas les réactions classiques des oxydases et peroxydases : je n'ai observé aucun bleuissement des cellules trachéolaires — ni de l'épithélium trachéen — dans des fragments d'organes traités par la teinture de gaïac en présence ou non d'eau oxygénée, ou par la benzidine en présence d'eau oxygénée (réactif de Madelung) ; je n'ai obtenu éga-

lement que des résultats négatifs en injectant les réactifs précédents à des animaux vivants (1).

Marcel PRENANT (1921, 1924 *a* et *b*) a montré que, chez les Insectes, les peroxydases sont réparties d'une façon variable suivant les espèces et qu'elles se rencontrent dans les endroits les plus divers (glandes cutanées, œnocytes, glande acide à venin de l'Abeille, contenus intestinaux, etc.) ; chez certaines espèces, cet auteur n'a même pu en mettre en évidence dans aucun tissu ; il n'a pu, lui non plus, en déceler la présence dans l'épithélium trachéen. Cette répartition est, comme le fait remarquer PRENANT, trop fantaisiste pour que l'on puisse faire intervenir dans le processus de la respiration les catalyseurs d'oxydation mis en évidence par les réactifs que cet auteur a utilisés (2).

Résumant ce paragraphe, nous pouvons dire que les trachéoles de l'ovaire du *Carausius* pénètrent dans le cytoplasme de cellules étoilées (cellules trachéolaires) qui s'anastomosent pour former une membrane fenêtrée ; ces trachéoles se terminent en cœcum. Les cellules trachéolaires possèdent un puissant pouvoir oxydant ; cette propriété se manifeste autour des trachéoles (3).

(1) Une exception est présentée par les énormes cellules trachéolaires des larves d'Æstres, dont le cytoplasme se colore en bleu diffus par le réactif de Madelung [Marcel PRENANT (1924 *a*)] ; mais cette coloration est due, d'après cet auteur, à l'hémoglobine dissoute dans le cytoplasme de ces éléments.

(2) PRENANT pense que la réaction des peroxydases indique la présence de métaux lourds à des états colloïdaux variés. HOLLANDE (1924) croit que la coloration des granulations cytoplasmiques par le bleu de benzidine et le bleu d'indophénol ne dépend pas d'une action spécifique de ces formations, mais d'un phénomène de teinture secondaire par la substance colorante qui résulte d'une oxydation du réactif par des ferments non figurés.

(3) PETRUNKEWITSCH (1900) attribue aux trachéoles et aux trachées un rôle actif dans l'absorption des aliments : chez des Blattes qui ont ingéré de la graisse, on trouve cette substance dans les cellules trachéolaires qui entourent le jabot ; puis quelque temps après elle est rejetée dans la lumière des trachées, où une partie est absorbée par des leucocytes qui circulent dans cette lumière (?), l'autre partie passant dans l'épithélium trachéen. L'auteur n'a-t-il pas pris les sphérules osmio-réductrices qui existent normalement dans les cellules trachéolaires et l'épithélium trachéen pour des globules de graisse provenant du jabot ? Quant à la graisse qui est dans la lumière des trachées, elle a dû y pénétrer par les stigmates, les corps gras mouillant, comme nous le verrons plus loin, la chitine et pouvant pénétrer par les stigmates jusque dans les trachéoles. Notons cependant que, d'après PORTIER (1911), l'eau savonneuse qui s'introduit par capillarité dans l'appareil trachéen des larves de Dytiscides à partir des stigmates serait résorbée peu à peu dans les tissus de l'Insecte.

Ces caractères se retrouvent, nous allons le voir, dans les autres organes.

E. ÉTUDE DES TRACHÉOLES ET CELLULES TRACHÉOLAIRES DES DIFFÉRENTS ORGANES DU PHASMIDE « CARAUSIUS MOROSUS »

a) *Autour de l'épithélium trachéen.* — La présence d'une « tunique » très mince entourant les troncs trachéens a été signalée à maintes reprises : LYONET, puis H. MEYER (1849) reconnaissent que cette tunique relie ces tubes aux organes voisins; WEISMANN (1864) et CHUN (1875) admettent qu'elle est formée par l'ensemble des membranes périphériques des cellules épithéliales de la trachée; GRABER (1874) pense qu'il s'agit d'une membrane tout à fait homogène (« membrane basale »), qui serait une véritable cuticule externe, un produit de sécrétion de l'épithélium trachéen, au même titre que le tube à filament spiralé. MAC LEOD (1880) est le premier à considérer cette membrane « comme une formation de nature conjonctive », servant à « relier les trachées les unes aux autres et aux autres organes ». HOULBERT (1920) nie la présence de cette tunique : « la vieille théorie des trois membranes, dit-il, p. 125, doit être abandonnée ».

L'examen du réseau de cellules trachéolaires qui recouvre l'ovaire de *Carausius* injectés d'indigo réduit montre qu'en de nombreux endroits l'épithélium des trachées est entouré complètement, ou d'un côté seulement (v. Pl. I, fig. 3, t), par des cellules étoilées anastomosées, et renfermant dans leur cytoplasme des trachéoles; celles-ci sont bordées par de fines granulations cytoplasmiques et des sphérules, qu'il est difficile de ne pas confondre, dans les examens sur le frais, avec les éléments analogues du manchon épithélial; granulations et sphérules sont bleuies intensément par l'indigotine. La « membrane conjonctive » pérित्रachéenne de MAC LEOD est donc constituée par des cellules trachéolaires; celles-ci s'anastomosent avec celles du réseau périovarien. J. MARTIN (1893) avait bien observé déjà, à la surface des gros troncs trachéens, « des rameaux trachéens des plus déliés » qui reproduisaient, dit-il, l'image d'un *vasa vasorum*, mais n'avait pas reconnu leurs rapports avec des cellules étoilées, dont il ne signale d'ailleurs la présence autour d'aucun autre organe.

b) *Autour des tubes de Malpighi.* — L'examen d'animaux injectés d'indigo blanc montre aussi que la « membrane conjonctive » décrite par les auteurs autour des tubes de Malpighi chez les différents groupes d'Insectes est un réseau formé par l'anastomose des cellules trachéolaires ; ce réseau a un aspect analogue à celui de la membrane périovarienne ; les sphérules y sont cependant beaucoup moins abondantes ; la figure 8, Pl. III, représente une coupe transversale de cette membrane. Certaines cellules trachéolaires ont, sur une certaine étendue, leur cytoplasme différencié en fibrilles musculaires parallèles entre elles ; les fibrilles d'une cellule se continuent avec celles des cellules voisines et l'ensemble constitue un ruban musculaire qui est enroulé en hélice à la surface du tube de Malpighi ; c'est la contraction de ce muscle qui détermine les contorsions du tube, bien visibles chez les animaux tués depuis peu de temps. Le muscle est rattaché aux cellules trachéolaires normales par des tractus cytoplasmiques qui ne sont autres que les bras des cellules étoilées ayant subi la différenciation musculaire ; la figure 12, Pl. III, représente cette disposition chez un animal qui vient d'être tué, et j'ai pu observer, sous le microscope, les contractions du ruban musculaire et les déformations des cellules trachéolaires adjacentes que produisent ces contractions.

La présence d'un muscle enroulé en hélice autour des tubes de Malpighi des Phasmes a été reconnue précédemment par DE SINÉTY (1900) ; mais cet auteur n'ayant pu déceler la présence d'une « membrane conjonctive » autour de ces organes, n'a pas observé les rapports de ce muscle avec les éléments cellulaires voisins. Les fibres musculaires signalées autour des tubes de Malpighi de divers Orthoptères et de l'Hydrophile par LÉGER et DUBOSCQ (1899) doivent avoir une origine analogue. VAN GEHUCHTEN (1890) a montré en outre que les fibres striées, les fibres lisses et les prolongements cytoplasmiques non différenciés qu'il a observés autour du tube digestif d'une larve de Ptychoptère sont les diverses formes d'un même réseau cellulaire ; ce dernier doit vraisemblablement être le syncytium formé par des cellules trachéolaires qui ont subi, par endroits, une différenciation musculaire. GROSS (1903) et RIEDE (1912) signalent dans la membrane péritonéale (= réseau des cellules trachéolaires) de l'ovaire de divers Insectes la présence de fibres musculaires, lisses ou striées, particulièrement bien développées chez les Muscides. Je n'ai pas étudié la distribution des trachéoles à l'intérieur des muscles volumineux, tels que ceux qui font mouvoir les pattes ou les segments du corps ; mais les observations précédentes permettent de penser que ces muscles résultent, eux aussi, d'une différenciation de certains éléments du tissu réticulé ; leur sarcolemme communiquerait, par l'intermédiaire

de brides issues des cellules multipolaires membraneuses, non différenciées, avec le cytoplasme de ces dernières; les muscles feraient en somme partie du syncytium conjonctif; dès lors, les trachéoles renfermées à l'intérieur des cellules non différenciées pourraient très bien s'étendre dans le sarcolemme et le sarcoplasme, où d'ailleurs, nous l'avons vu (p. 18), CAJAL, HOLMGREN et divers autres auteurs les ont observées.

On sait que, chez certains Insectes, les muscles vibrateurs du vol peuvent dégénérer [v. notamment MERCIER (1922), POISSON (1924)] et sont parfois remplacés par un tissu abondamment pourvu de canaux aérifères (« organe parenchymateux » de certains auteurs); il est très probable que ce tissu est formé par un amas de cellules trachéolaires chez lesquelles la différenciation musculaire n'a pas apparu ou a disparu plus ou moins complètement.

c) *Autour du tissu adipeux.* — Les terminaisons trachéolaires sont extrêmement abondantes dans le tissu adipeux; LANDOIS (1865), qui a déjà attiré depuis longtemps l'attention sur ce point, en déduisait que ce tissu devait jouer un rôle respiratoire. Les cellules trachéolaires forment, autour des cellules adipeuses et des cellules à urates, un réseau à mailles très irrégulières et de faibles dimensions; ceci est dû à ce que les prolongements cytoplasmiques qui partent des carrefours nucléés émettent de part et d'autre de fins tractus de second ordre qui réunissent les prolongements de premier ordre entre eux. Les granulations indigophiles sont beaucoup plus nombreuses que dans les gaines qui entourent l'ovaire et les tubes de Malpighi et, après injection d'indigo blanc, la région pérित्रachéolaire bleuie est beaucoup plus large et beaucoup plus intensément colorée que dans les éléments examinés précédemment; bref, on a la preuve que des oxydations très actives s'opèrent à ce niveau.

d) *Autour des glandes salivaires.* — Il est très difficile d'isoler les cellules trachéolaires qui épousent la forme sphérique des acini salivaires; de plus, la grande épaisseur de ceux-ci ne permet pas d'étudier les contours des cellules étoilées; on peut cependant remarquer sur le frais qu'après injection d'indigo réduit il se forme, autour de la région initiale des trachéoles, un nuage bleu intense qui se rétrécit progressivement à mesure que la trachéole s'éloigne de la trachée; finalement celle-ci n'est plus entourée que par une très mince assise de granules bleus, assise si ténue qu'on pourrait croire, à première vue, que l'indigo est dans la lumière même du capillaire.

e) *Autour des néphrocytes.* — Un aspect intéressant des cellules trachéolaires s'observe autour des néphrocytes. On sait qu'avec

DE RIBAUCOURT (1901) on désigne sous ce nom des cellules qui ont la propriété d'absorber dans des vacuoles cytoplasmiques diverses matières colorantes (carminate d'ammoniaque par exemple), et de se comporter ainsi à la façon de cellules excrétrices ; rentrent dans cette catégorie d'éléments, chez les Insectes, les cellules péricardiales et d'autres cellules ayant une répartition variable suivant les groupes.

Chez les *Carausius*, les cellules péricardiales forment, le long des faces latérales du sinus cardiaque, deux cordons de largeur à peu près constante. Dans la région antérieure du corps, un peu en arrière de l'articulation entre les 1^{er} et 2^e segments thoraciques, il se détache à droite et à gauche du vaisseau dorsal deux trainées de néphrocytes péricardiques qui courent à la surface du corps adipeux et aboutissent à peu près au niveau du quart postérieur du prothorax, immédiatement en arrière des glandes salivaires ; là, ces deux trainées s'épanouissent et forment une membrane vert pré qui semble avoir passé inaperçue jusqu'à présent. Cette membrane est tendue horizontalement sur un cadre triangulaire constitué, en arrière, par les troncs trachéens issus des stigmates mésothoraciques et, sur les côtés, par les lobes externes et internes des glandes salivaires ; elle semble flotter librement entre le tube digestif et les tissus ventraux, mais en réalité elle est rattachée au jabot et au corps adipeux par quelques ramifications trachéennes à direction dorso-ventrale ; elle est en outre supportée par deux énormes troncs trachéens longitudinaux qui proviennent des stigmates prothoraciques et vont s'anastomoser avec deux trachées issues des stigmates méso. Ces deux troncs longitudinaux donnent naissance à de nombreuses ramifications trachéennes qui servent de charpente à la lame. Celle-ci est constituée par une couche d'énormes cellules identiques aux cellules péricardiales (Pl. II, fig. 6, N) ; comme ces dernières, elles absorbent dans leurs vacuoles le carminate d'ammoniaque des injections physiologiques ; ce sont donc, au même titre qu'elles, des néphrocytes typiques. Comme chez les cellules péricardiales, on observe entre les vacuoles à carminate des grains pigmentés en vert sur lesquels nous aurons l'occasion de revenir ultérieurement. Ces cellules sont le plus souvent disposées en files, le long des troncs trachéens longitudinaux ; ces cordons sont réunis entre eux, en certains endroits, par des néphrocytes groupés en massifs irréguliers et parcourus par des ramifications trachéennes issues des troncs longitudinaux ; cordons longitudinaux et massifs limitent de larges lacunes. La lame néphrocytaire se prolonge en avant et sur les côtés par des cordons de néphrocytes qui s'infiltrèrent entre les lobes salivaires, s'alignent le long des trachées et s'appliquent contre

la paroi des acini ; je n'ai pas observé de néphrocytes dans la région céphalique (1).

Ces néphrocytes prothoraciques sont réunis entre eux et rattachés aux organes voisins (trachées, glandes salivaires), par des cellules trachéolaires particulières : ce sont encore des éléments étoilés, mais le corps cellulaire (région nucléée) est très étendu (v. Pl. II, fig. 6, *n*) ; il émet des prolongements trapus, larges et courts, ce qui fait que le réseau formé par l'anastomose de ces cellules présente des fenêtres peu nombreuses et peu étendues ; en certains endroits même, les lacunes disparaissent et, sur une étendue parfois considérable, les cellules trachéolaires forment une membrane continue, excessivement mince, dans laquelle il est impossible de reconnaître la limite des cellules ; le plus souvent les fenêtres du réseau des cellules trachéolaires sont percées aux endroits où existent les lacunes que laissent entre eux les cordons et massifs de néphrocytes ; c'est le cas de la petite lacune *u* de la fig. 6.

Les cellules étoilées sont accolées à la surface des néphrocytes ; elles ne constituent pas toujours une lame syncytiale simple : celle-ci peut se bifurquer, en donnant deux feuillettes qui ensèrent un îlot de néphrocytes, puis qui se réunissent pour reconstituer la membrane unique ; ce syncytium périnéphrocytaire se raccorde aux réseaux qui entourent les glandes salivaires, le tissu adipeux, les épithéliums trachéaux, la chaîne nerveuse, etc.

Les noyaux de ces cellules trachéolaires sont entourés par une zone de cytoplasme finement granuleux, dont le contour dessine un polygone étoilé (fig. 6, *n*.) ; des sommets saillants partent des fibres élastiques *f* qui se ramifient et s'anastomosent entre elles de façon à former un réseau compact (souvent plus serré que celui que j'ai figuré) ; ces fibres, difficilement visibles sur le frais, se colorent très électivement en brun acajou par l'orcéine et parfois en rouge par le carminate d'ammoniaque ; dans la région marginale du corps cellulaire et des bras cytoplasmiques, elles prennent une direction parallèle au contour de

(1) La présence de tels éléments excréteurs dans le voisinage des glandes salivaires n'est pas un fait isolé chez les Insectes : WEISMANN (1864) a signalé près de ces glandes, chez les larves de Muscides, des cellules formant un cordon, le « guirlandenförmige Zellenstrang », et auxquelles KOWALEVSKY (1887) puis BRUNTZ (1904) ont reconnu un rôle excréteur ; BRUNTZ (1909) a retrouvé de tels néphrocytes autour des glandes salivaires de la Mante religieuse et des Acridiens. Des néphrocytes localisés en d'autres endroits du corps ont été signalés chez les Collembolés [QUIEL (1915)], les Thysanoures, les Blattes, les Papillons [BRUNTZ (1904)], les Poux [NUTTALL et KEILIN (1921)], les Hémiptères [PURI (1924)].

la lacune et sont réunies par de courtes fibrilles transverses. Le long des trachéoles, le cytoplasme renferme de très petites granulations qui se colorent en bleu immédiatement après l'injection d'indigo blanc; les grains qui sont au contact de la trachéole sont les plus vivement colorés. Ces gaines granuleuses pérित्रachéolaires ont des contours irréguliers, crénelés; au sommet des angles saillants viennent aboutir des fibrilles élastiques qui semblent se terminer au contact des premiers granules; je ne les ai pas vu s'insérer directement sur la paroi chitineuse de la trachéole; dans la gaine granuleuse sont dispersées de très rares sphérules soudanophiles qui oxydent l'indigo blanc.

Ici aussi, les trachéoles se terminent en cul-de-sac dans la membrane syncytiale (1).

Autour des néphrocytes péricardiques, on trouve, nous allons le voir, des cellules trachéolaires analogues aux précédentes.

f) *Autour du cœur.* — Le cœur des Phasmitides est constitué, comme l'ont montré VOSSELER et DE SINÉTY, d'une membrane interne (intima), d'une couche musculaire et d'une membrane externe (adventice), de nature conjonctive, que DE SINÉTY suppose formée, du moins en grande partie, par un tissu réticulé renfermant des trachéoles. Des coupes transversales de l'organe, faites au niveau de la région postérieure des glandes salivaires montrent que l'adventice (Pl. II, fig. 5, a) est bien formée, comme le pensait DE SINÉTY, par des cellules étoilées renfermant des trachéoles *t* dans leur cytoplasme; tous les prolongements de ces cellules ne sont pas appliqués contre la tunique musculaire: certains s'en détachent, rayonnent dans tous les sens et vont s'anastomoser avec les cellules trachéolaires qui entourent les organes voisins, hypoderme, tissu adipeux, glandes salivaires, cellules péricardiales (v. Pl. II, fig. 5).

Les cellules péricardiales reposent en effet sur une mince membrane conjonctive, le « septum péricardial » des auteurs, qui est constituée par l'anastomose de cellules trachéolaires très minces, à corps cellulaire

(1) On pourrait, à première vue, confondre, dans l'examen d'une préparation à l'état frais, les grosses fibres élastiques avec la partie terminale des trachéoles et, par suite, croire que les trachéoles s'anastomosent (c'est peut-être une erreur de ce genre qu'ont commise les auteurs qui, comme WISTINGHAUSEN, ont décrit des anastomoses trachéolaires; le trajet des trachéoles que figure cet auteur ressemble assez à celui de fibres élastiques); mais on arrive à différencier trachéoles et fibres élastiques par l'injection d'indigo blanc suivie d'une coloration par l'orcéine, ou par l'injection d'indigo blanc à des animaux auxquels on a administré préalablement du carminate d'ammoniaque.

étendu, à bras cytoplasmiques larges et courts, limitant des lacunes de petites dimensions. Le « septum » ne forme pas un plancher régulier : en certains endroits, la membrane fenêtrée peut passer sur la face ventrale d'une cellule, puis sur la face dorsale de la cellule suivante ; elle peut se bifurquer en donnant naissance à deux membranes qui englobent un îlot de néphrocytes pour se réunir plus loin en une membrane unique, etc. La structure histologique de ces cellules trachéolaires est analogue à celle qui a été rencontrée en étudiant les néphrocytes prothoraciques ; elles présentent, notamment, une différenciation fibrillaire analogue à celle que nous venons d'étudier plus haut (1).

Sur les faces latérales du cœur se détachent, de la tunique musculuse, des muscles aliformes très réduits (Pl. II, fig. 5, *m*), qui s'amincissent très rapidement, perdent leur striation, et se continuent par une membrane de cellules trachéolaires parcourue par de nombreuses fibres élastiques ; ZAWARZIN (1911) a étudié précédemment ce passage des fibres musculaires aux fibres élastiques dans le cœur de la larve d'Aesche ; ici encore nous observons donc une différenciation musculaire du tissu conjonctif qui loge des trachéoles dans son cytoplasme.

En résumé, des membranes conjonctives plus ou moins fenêtrées recouvrent les différents organes du *Carausius* et les rattachent les uns aux autres. Ces membranes renferment des trachéoles dans leur cytoplasme. Les cellules qui les constituent subissent parfois diverses différenciations (fibres élastiques, fibres musculaires). Les trachéoles se terminent en cœcum ; à leur voisinage immédiat, le cytoplasme possède toujours un intense pouvoir oxydant.

(1) Ces fibres élastiques ont été signalées depuis longtemps dans la région cardiaque des Insectes ; prises successivement pour des plis du septum, pour des filets nerveux, des prolongements du cytoplasme des cellules péricardiales, des tendons musculaires, leur nature élastique a été reconnue par ZAWARZIN (1911) et HOLLANDE (1922), qui les met en évidence par le carminate d'ammoniaque. Tout récemment KUHL (1924) les a étudiées dans le cœur de *Dytiscus marginalis* ; cet auteur n'a pu observer comment se terminent les fines ramifications des tubes aëritères qui se rendent au septum péricardial. Les rapports des fibres élastiques avec les zones de cytoplasme granuleux qui entourent les noyaux et les trachéoles sont, on s'en rend bien compte sur des préparations provenant d'animaux injectés d'indigo blanc et traitées par l'orcéine, les mêmes que dans les cellules trachéolaires examinées au § précédent.

Voir la bibliographie concernant la morphologie et l'histologie du cœur des Insectes dans les mémoires de HOLLANDE (1922) et de KUHL (1924).

F. — LA RESPIRATION CHEZ LES DIFFÉRENTS GROUPES
D'INSECTES A APPAREIL RESPIRATOIRE DU TYPE
HOLOPNEUSTIQUE.

a) *Thysanoures* — Chez *Machilis polypada* L. (1), l'épaississement spiral n'est en général plus perceptible dans les dernières ramifications trachéennes, et la naissance de la trachéole n'est marquée que par le rétrécissement tronconique de la lumière du canal aérifère ; les trachéoles pénètrent dans un syncytium fenêtré, à lacunes généralement peu étendues, et s'y terminent en cœcum. Après injection d'indigo blanc, l'épithélium trachéen présente un léger bleuissement, tandis que les fines granulations cytoplasmiques qui entourent les trachéoles se colorent en bleu marine (v. Pl. IV, fig. 14) ; la largeur de la gaine qu'ils forment autour de la trachéole varie le long de ce capillaire : des parties élargies sont séparées par des constriction. Je n'ai pas constaté de localisation de l'indigo bleu dans les sacs tégumentaires exsertiles, remplis de sang, qui se trouvent sur la face ventrale de cet animal ; ces expansions, qui existent chez divers autres Thysanoures (*Nicoletia*, *Campodea*, etc.), chez les Perles, et même chez les Scolopendrelles ont été prises par certains [HAASE (1889)] pour des organes respiratoires ; si, comme nous aurons l'occasion de le voir plus loin, l'oxydation de l'indigo blanc est due à un phénomène respiratoire, on doit refuser à ces organes un rôle dans l'hématose (2).

Chez *Thermobia domestica* Packard (3), on rencontre une disposition analogue des trachées et des trachéoles ; souvent l'épithélium trachéen forme un manchon excessivement mince, qui présente des hernies au niveau des noyaux, et se colore en bleu très foncé après injection d'indigo blanc ; toutes les cellules trachéolaires que j'ai examinées étaient beaucoup plus largement fenêtrées que chez les *Machilis*.

b) *Blattides*. — Chez *Blatta orientalis* L., le rétrécissement tronconique qui raccorde la trachée à la trachéole a encore un épaississe-

(1) Assez commun aux environs de Nancy, sous les feuilles mortes et les pierres, dans les endroits plutôt secs. Déterminé dans HOULBERT : *Thysanoures, Dermaptères et Orthoptères d'Europe*, Paris, 1924.

(2) JOURDAIN (1888) pense que ces organes servent à l'absorption de l'eau ; les observations récentes de WILLEM (1924) parlent bien en faveur de cette hypothèse.

(3) Des boulangeries de Nancy, où M. Cuénot l'a trouvée en 1915.

ment spiral très épais, qui disparaît dès que la trachéole a pénétré dans le réseau syncytial ; le plus souvent les capillaires trachéolaires donnent de nombreuses ramifications dès leur origine.

c) *Hyménoptères*. — Les trachées présentent des dilatations de grandes dimensions désignées par les auteurs sous le nom de sacs trachéens, sacs aériens, etc. ; chez les *Bombus*, l'épithélium très aplati qui revêt la mince assise chitineuse de ces vésicules n'oxyde que très faiblement l'indigo blanc. J'ai observé à l'intérieur des sacs trachéens de la région antérieure de la tête du *Bombus lapidarius* L. les *trachées inversées* que JANET (1911) a découvertes dans les sacs trachéens de la Fourmi et que BROCHER a retrouvées (1920-22) chez le *Sphinx convolvuli* et autres Lépidoptères, puis (1920-21) chez *Vespa crabro* et divers autres Hyménoptères ; ce sont des tubes formés d'un épithélium trachéen interne et d'une tunique chitineuse externe se raccordant, aux deux extrémités du conduit, avec les assises homologues du sac trachéen ; la cavité de ces tubes renferme souvent du sang et même parfois un nerf (1). Chez les *Bombus lapidarius* injectés d'indigo blanc, l'épithélium des trachées inversées présente, aux extrémités de ces tubes, un léger bleuissement analogue comme intensité à celui des cellules épithéliales du sac trachéen ; dans la région moyenne des tubes, où le réactif n'a sans doute pas pénétré, cette coloration disparaît.

BROCHER (1923) se demande si, chez les Hyménoptères et les Lépidoptères, les sacs aériens ne remplissent pas la fonction de véritables poumons (« dont, ils ont, en fait, l'organisation : un réseau de capillaires sanguins contenus dans une poche pleine d'air »). Les expériences précédentes montrent qu'un passage d'O s'effectue en effet au niveau de ces organes, mais ce phénomène est bien peu intense (pas plus intense qu'au niveau d'une trachée normale de gros calibre) ; l'épithète de « poumon » me paraît donc exagérée. Je ne crois pas que les sacs trachéens puissent servir à diminuer d'une façon notable le poids spécifique apparent de ces Insectes, comme l'ont pensé NEWPORT (1851), KRANCHER (1881), car ces vésicules renferment un gaz qui a sensiblement la même composition, donc la même densité que celui dans lequel les animaux se déplacent. La plupart des auteurs pensent avec LANDOIS que ces sacs servent à emmagasiner de l'air qui

(1) Cette curieuse disposition s'explique en supposant [BROCHER (1920-22)] que, lorsque le sac trachéen se développe, ses parois sont empêchées par un obstacle (nerf...) de se distendre dans une certaine région.

servira lorsque l'activité respiratoire augmente, comme c'est le cas pendant les périodes de vol (1). Peut-être aussi ces organes facilitent-ils le renouvellement de l'air dans les fines ramifications des tubes aérifères : ces sacs ont une paroi chitineuse mince, peu rigide, donc plus facilement déformable que la cuticule épaisse, renforcée par un épaissement spiral, des troncs trachéens; les puissants muscles du vol — et sans doute aussi les muscles qui assurent les « mouvements respiratoires » de l'abdomen — doivent déterminer, lorsqu'ils fonctionnent, des déformations de la paroi des vésicules; il en résulterait une série de compressions et de décompressions, un brassage du gaz, à l'intérieur des sacs, qui agiraient en quelque sorte à la façon de poires à injections en caoutchouc.

d) *Lépidoptères*. — Les chenilles des Lépidoptères constituent un matériel de choix pour étudier la structure des trachéoles; celles-ci atteignent des dimensions énormes (dans le tissu adipeux du Ver à soie, elles peuvent dépasser 3 μ de diamètre dans le voisinage de la trachée et s'étendent sur une longueur de plusieurs centaines de μ); le tronc de cône qui raccorde la trachée à la trachéole a un épaissement spiralé très marqué, qui disparaît brusquement quand le tube entre dans le réseau syncytial. Ces capillaires se terminent en cœcum; la gaine granuleuse pérित्रachéolaire présente un maximum de bleuissement dans la région initiale du tube, à quelque distance du tronc de cône de raccordement.

e) *Coléoptères*. — Chez les *Coccinella 7. punctata* L., les dernières ramifications trachéennes donnent parfois naissance, sans rétrécissement préalable, à 6 ou 8 trachéoles, insérées les unes à côté des autres à l'extrémité du tube à filament spiral; après avoir pénétré dans le prolongement d'une cellule étoilée, certains de ces capillaires se bifurquent et l'on a finalement un faisceau d'une douzaine de trachéoles qui, après avoir parcouru côte à côte 50 et même 100 μ à l'intérieur d'une bride cytoplasmique, se séparent les unes des autres (v. fig. II).

Dans l'organe lumineux des Lampyres (♀ de *Lampyris noctiluca* L.) les cellules trachéolaires ont une plage nucléée très étendue et des prolongements cytoplasmiques très grêles, renfermant en général une

(1) Ces formations n'existent en effet généralement que chez les Insectes bons voiliers (certains Hyménoptères et Lépidoptères, Criquets, Hannetons, Géotrupes, Mouches, Cigales, etc., etc.).

seule trachéole (1); le réseau qu'elles constituent s'infiltré entre les piles de cellules photogènes, mais jamais les trachéoles ne pénètrent dans ces cellules, comme certains l'ont prétendu. Après injection d'indigo blanc, les cellules trachéolaires bleuissent très fortement mais, si l'eau est bien purgée d'air, les cellules photogènes ne présentent aucune coloration [ce qui met en évidence une différence de composition chimique entre l'oxydase (luciférase) que renferment ces éléments et les composés oxygénés qui existent dans les cellules trachéolaires].

f) *Diptères*. — *Larves d'Æstrides*. — Les larves de la famille des Æstrides possèdent dans la partie postérieure du corps des cellules trachéolaires remarquables, décrites par SCHRÖDER VAN DER KOLK, (1845), SCHREIBER (1862), BRAUER (1863), ENDERLEIN (1899), et qui ont été l'objet d'une étude très approfondie de la part de A. PRENANT (1900).

Chez la larve de *Gastrus equi* Fabr. de l'estomac du Cheval, ces éléments forment de chaque côté de la partie postérieure du tube digestif deux amas rougeâtres (organes rouges) qui se continuent en avant par l'organe adipeux; ce sont des cellules oviformes énormes (jusqu'à 300 μ de long sur 100 μ de large), dans chacune desquelles pénètre une trachée; celle-ci donne naissance à de très nombreuses trachéoles intracytoplasmiques qui se ramifient abondamment (2); le cytoplasme est coloré par de l'hémoglobine [VANEY (1902), KEMNITZ

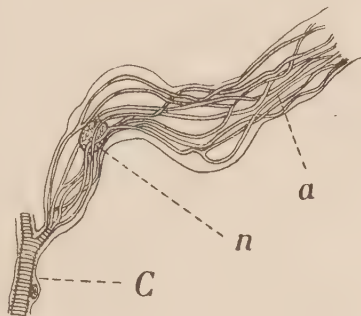


Fig. II. — Cellule trachéolaire de *Coccinella 7. punctata* L. : C, trachée; a, trachéoles formant un faisceau logé à l'intérieur d'une cellule trachéolaire dont n est le noyau. (Étalement à l'état frais; alcool à 70°; carmin boracique) $\times 1200$.

(1) Les cellules trachéolaires des organes photogènes des Insectes ont été étudiées par un grand nombre d'auteurs : MAX SCHULTZE (1865), HEINEMANN (1872), WIELOWIEJSKI (1881, 1889, 1892), EMERY (1884), BONGARDT (1903), TOWNSEND (1904), LUND (1911), GEIPEL (1915), WILLIAMS (1916-17), VOGEL (1920-21).

(2) De telles cellules trachéolaires globuleuses, de grande taille, ont été signalées par VIEWEGER (1912) chez les chenilles d'*Hipocrita jacobaeae* L. et par GERBIG (1913) chez une larve de *Bibio* sp.

(1916)]; il renferme aussi des inclusions graisseuses (A. PRENANT) et du glycogène (KEMNITZ) (1).

Ces cellules globuleuses sont réunies entre elles par des brides cytoplasmiques, par l'intermédiaire desquelles une ou plusieurs trachéoles passent d'une cellule à l'autre [ENDERLEIN (1899), PORTIER (1911), KEMNITZ (1916)]; les éléments globuleux s'anastomosent d'autre part, comme l'a montré ENDERLEIN, avec des cellules étoilées membraneuses, analogues à celles que nous avons rencontrées chez le *Carausius*, par exemple; ces dernières sont intercalées entre les cellules globuleuses et sont parcourues par des trachéoles; leur nombre augmente à mesure qu'on se dirige vers l'extrémité antérieure de l'animal; enfin, dans la partie antérieure des organes rouges, certaines cellules globuleuses et certaines cellules membraneuses s'anastomosent avec des cellules trachéolaires typiques qui entourent le tissu adipeux. Les cellules volumineuses qui constituent les organes rouges de la larve d'Œstre font donc partie du système trachéolaire général de l'Insecte; elles ne diffèrent des cellules trachéolaires rencontrées jusqu'à présent que par certaines particularités (volume extraordinairement grand, forme globuleuse, présence de graisse et d'hémoglobine, nombre considérable des trachéoles); comme chez toutes les cellules trachéolaires membraneuses que nous avons rencontrées jusqu'à présent, des trachéoles se terminent à l'intérieur du cytoplasme de ces éléments globuleux par une extrémité close. [PORTIER (1911) s'en est bien rendu compte par des examens à l'ultra-microscope combinés avec l'action de solutions alcalines ou savonneuses, qui dissolvent le cytoplasme]. L'appareil aérifère communique avec l'extérieur par des stigmates thoraciques et abdominaux (2).

Chez les larves de *Gastrus equi* injectées d'indigo blanc, les cellules trachéolaires membraneuses qui recouvrent le tissu adipeux et celles qui sont intercalées entre les cellules volumineuses de l'organe rouge sont fortement colorées par l'indigo bleu, et il est alors assez facile de reconnaître les rapports anastomotiques signalés plus haut; quant aux cellules trachéolaires globuleuses, elles oxydent avec assez d'intensité l'indigo blanc à l'intérieur de leurs brides anastomotiques; l'indigo bleu

(1) Dans le cytoplasme des grosses cellules trachéennes des larves d'Œstres vivraient en outre, d'après P. BACHMANN (*Naturwiss. Berlin*, X, 1922, p. 703), des Bactéries symbiotes.

(2) Décrits par BRAUER (1863), KRANCHER (1881), ENDERLEIN (1899) et PORTIER (1911). Par ces orifices pénètre l'air qui est avalé par le Cheval.

est fixé sur de très fines granulations qui entourent les trachéoles. Dans le corps cellulaire, seuls quelques granules périphériques, situés entre les globules graisseux, sont légèrement teintés de bleu; le cytoplasme de cette région marginale prend en outre une coloration bleu pâle très diffuse, due sans doute à la présence de l'hémoglobine (les hématies des Vertébrés bleuissent également d'une façon diffuse au contact de l'indigo réduit). L'intérieur de la cellule ne bleuit pas parce que, je pense, la substance injectée ne peut, en quelques instants, arriver au sein du cytoplasme [ces larves sont très sensibles à l'action toxique de l'indigo blanc (présence de la chaux ?), se rétractent après l'injection, et semblent mourir très rapidement].

Appendice. — ALESSANDRINI (cité *in* BASSI) et BASSI (1851) prétendent que des Vers à soie nourris avec de l'indigo ont leurs trachées colorées par cette substance; l'indigo ingéré, dit BASSI, est « transporté dans les trachées et cela non seulement dans les gros troncs, mais encore dans les plus petites ramifications »; É. BLANCHARD (1851), précisant davantage, affirme que chez des chenilles de Vanesse et des larves de Hanneton nourries d'indigo, le sang devient bleu et « l'espace sanguin pérित्रachéen (1) » est ainsi bien mis en évidence.

Les résultats d'ALESSANDRINI m'ont paru *a priori* vraisemblables : j'ai pensé que l'indigo bleu ingéré pouvait être absorbé par le tube digestif et passer à l'état d'indigo blanc dans le sang; ce corps se serait alors comporté comme l'indigo réduit que l'on introduit avec la seringue dans la cavité générale, et serait oxydé au contact des tubes aérifères. Mais l'expérience ne m'a apporté aucune confirmation : des *Carausius* ayant mangé pendant 6, 9 et même 12 jours des feuilles de Lierre enduites d'indigo bleu (que l'on retrouve dans leurs excréments) ne présentent aucune coloration des différents organes examinés (appareil aérifère, sang, épithélium intestinal, néphrocytes, tubes de Malpighi, tissu adipeux, etc.). Des expériences analogues avaient d'ailleurs été faites par FILIPPI [*in* BASSI (1851)], N. JOLY (1852) et MAC LEOD (1880) sur divers Insectes; les résultats avaient été également négatifs.

(1) On sait que NEWPORT (*Congr. sc. Oxford*, 1847), E. BLANCHARD (*Ann. Sc. nat.*, 3^e série, IX, 1848 et XII, 1849), AGASSIZ (*Ibid.*, 3^e série, XV, 1851), croyaient qu'il existait une circulation sanguine entre la tunique chitineuse de la trachée et son épithélium; NICOLET, DUFOUR, JOLY, MAC LEOD, BROCHER (1920-22) et bien d'autres ont fait depuis longtemps justice de cette assertion.

G. INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Le fait que l'oxydation de l'indigo blanc se fait très rapidement dans les cellules de l'appareil aérifère et que, dans les éléments conjonctifs, elle a son maximum d'intensité au voisinage immédiat des trachéoles, rend infiniment vraisemblable l'idée que ce phénomène est dû à l'O respiratoire. Une autre constatation parle aussi dans ce sens : dans l'ensemble, cette oxydation est d'autant plus intense que la paroi chitineuse des tubes aérifères est plus mince, donc plus perméable aux gaz. Il est à remarquer cependant que le bleuissement de la cellule trachéolaire est plus intense autour de la région initiale des trachéoles, à parois encore relativement épaisses, qu'autour de l'extrémité de ces tubes (v. pages 19 et 20); mais ce phénomène peut s'expliquer ainsi : il est bien douteux que le brassage de l'air causé par la contraction de certains muscles, tels que ceux des organes locomoteurs, par les mouvements de l'intestin et du cœur et par les mouvements rythmiques dits respiratoires (1) s'effectue au-delà des trachées de gros calibre [Aug. KROGH (1920 *a*)]; les tubes trachéens très fins, à section circulaire, renforcés par un épaississement spiral, ne peuvent, d'après KROGH (1920 *b*), s'aplatir que sous une pression considérable, que l'on n'a pu mettre en évidence chez les Insectes, et cet auteur fait observer (p. 113) qu'une compression incomplète de ces trachées ténues n'assurerait aucun renouvellement sérieux de leur contenu. Les « mouvements respiratoires » sont d'ailleurs imperceptibles chez un grand nombre de Trachéates; l'air doit par conséquent se renouveler très difficilement dans les capillaires à parois peu rigides, à lumière excessivement étroite, à longueur parfois considérable, que sont les trachéoles; la région initiale de celles-ci doit donc seule rentermer un gaz riche en O; plus loin, l'air ne doit plus guère pénétrer que grâce à la diminution de pression produite dans la lumière des trachéoles par le passage de l'O dans le milieu interne; dans la région terminale de ces capillaires, l'O doit donc être très raréfié, d'où le faible bleuissement des cellules trachéolaires à ce niveau.

On peut du reste montrer par des expériences effectuées sur des

(1) Étudiés notamment par PLATEAU (1884) et, tout récemment, par BUDDENBROCK et ROHR (1922 *a*), BRÜNNICH (1923), DU BUISSON (1924), LEE (1925).

animaux asphyxiés, ou intoxiqués par diverses substances, que l'oxydation de l'indigo réduit est bien causé par l'O respiratoire.

a) *Asphyxie*. — Les Trachéates présentent, comme l'on sait, une extraordinaire résistance à l'asphyxie : LYONET n'a pu faire mourir des chenilles de *Cossus* en les conservant dix-huit jours sous l'eau, et il est à peu près impossible de noyer les larves de Diptères [MARCHAL (1913)] (1) : l'eau ne pénètre pas dans les trachées et l'animal utilise évidemment l'air renfermé dans son appareil respiratoire au moment de l'immersion.

α) *Immersion dans l'huile*. — On obtient la mort plus rapidement en immergeant les animaux dans l'huile, corps qui mouille les stigmates et pénètre ensuite par capillarité jusqu'aux dernières ramifications trachéennes [MALPIGHI (1669), RÉAUMUR (1738)]. C'est ainsi qu'un *Carausius* qui a séjourné vingt-trois heures dans de l'huile de vaseline demeure immobile pendant un temps indéfini et peut être considéré comme mort ; presque tous ses canaux aérifères sont remplis d'huile ; il ne demeure, de place en place, que quelques colonnes de gaz dans les trachées de moyen calibre. J'injecte alors à l'animal 0,5 cm³ d'indigo blanc (dose très forte) et le dissèque dix minutes après : alors que chez un animal normal le bleuissement des organes aérifères est très net presque aussitôt après l'injection de 0,1 cm³ de la substance, ici on n'observe qu'une très légère coloration de certaines régions de l'épithélium trachéen ; dans les cellules trachéolaires de l'ovaire, l'indigo forme une gaine bleu pâle, très étroite, tout le long des trachéoles ; cette coloration est diffuse ; les cellules trachéolaires des glandes salivaires et des néphrocytes prothoraciques présentent une très légère coloration bleue diffuse localisée dans la région initiale des trachéoles. A noter que les noyaux des cellules trachéennes et trachéolaires sont eux-mêmes teintés en bleu ; en outre divers organes (tubes de Malpighi et néphrocytes) ont leur cytoplasme et leurs noyaux bleuis d'une façon diffuse. On observe donc des images très différentes de celles qu'on obtient chez des animaux normaux.

β) *Séjour dans l'hydrogène*. — Un *Carausius* qui a séjourné pendant 4 h. 1/2 dans un tube d'H est immobile et paraît mort ; il reçoit alors une injection d'indigo blanc : l'épithélium trachéen se colore encore assez fortement ; les trachéoles des néphrocytes prothoraciques

(1) Voir les études de F. PLATEAU (*Journ. de l'Anat. et Physiol.*, xxvi, 1890, p. 236) et de H. DEVAUX (*C. R. Soc. de Biol.*, xliii, 1891, p. 43).

sont seulement bordées légèrement de bleu, mais les cellules trachéolaires qui enveloppent les acini salivaires présentent un bleuissement sensiblement normal. — Chez un animal retiré de l'H au bout de 23 heures, l'épithélium trachéen est beaucoup plus pâle que chez un individu normal; les cellules trachéolaires des néphrocytes prothoraciques et des glandes salivaires ne présentent aucun bleuissement, ou bien n'ont qu'une plage bleutée dans la région initiale de la trachéole.

Des Blattes (*Blatta orientalis* L.) placées dans une atmosphère d'H sont immobilisées au bout d'un quart d'heure à une heure et demie. Des animaux qui ont séjourné pendant six heures dans ce milieu sont, les uns injectés immédiatement d'indigo blanc, les autres remis à l'air libre; chez les premiers, l'épithélium trachéen et les cellules trachéolaires de divers organes (tissu adipeux, tube digestif) sont légèrement bleus; les seconds remuent après avoir séjourné quelques minutes à l'air libre; injectés alors d'indigo blanc, les cellules trachéolaires et l'épithélium trachéen paraissent colorés avec autant d'intensité que lorsqu'on injecte des animaux normaux.

Nous pouvons donc conclure qu'après asphyxie par immersion dans l'huile ou par séjour dans un gaz inerte, le pouvoir oxydant des cellules trachéolaires et de l'épithélium trachéen a considérablement diminué.

b) *Intoxication par le CO²*. — On sait que l'anhydride carbonique n'est pas une substance indifférente à l'égard des êtres vivants; ce corps possède une action toxique propre, à laquelle les Insectes sont très sensibles. Les *Carausius* sont, comme les Vers à soie de FREDERICQ (1893-1895), paralysés après quelques minutes de séjour dans une atmosphère de CO² (1); si on les retire alors, ils se remettent en mouvement au bout de quelques minutes; mais des animaux qui ont séjourné pendant 18 h. dans ce milieu sont presque tous morts. Si on leur injecte de l'indigo réduit, les cellules trachéolaires sont colorées en bleu pâle au voisinage des trachéoles; la teinte est beaucoup moins vive que celle qu'on observe chez des animaux normaux, mais est plus intense semble-t-il que celle que présentent les individus asphyxiés; la plupart de leurs noyaux sont lavés de bleu.

(1) Leur immobilité n'est pas due à l'état cataleptique qui se produit lorsqu'on les excite: les pattes sont recroquevillées d'une façon quelconque et non appliquées étroitement contre le corps, comme chez les animaux qui « font le mort ».

Un des *Carausius* qui a subi le traitement précédent a remué ses tarses après un séjour à l'air ; après injection d'indigo blanc, les cellules trachéolaires, notamment celles des glandes salivaires, présentaient un bleuissement plus accentué que celui observé dans le lot précédent. Enfin chez un *Carausius* qui est injecté après avoir séjourné 6 h. dans le CO_2 , les cellules trachéolaires ont une coloration bien bleue, mais qui est loin d'atteindre cependant le bleu marine qu'on observe chez les animaux normaux ; en général leurs noyaux sont incolores, ce qui semble indiquer que ces cellules n'étaient pas mortes au moment de l'injection.

c) *Intoxication par la chloropicrine.* — Chez les *Carausius* tués par un séjour d'une demi-heure dans une atmosphère saturée de vapeurs de chloropicrine, les cellules trachéolaires des néphrocytes prothoraciques et des glandes salivaires ne présentent pas, à la suite d'une injection d'indigo blanc, une diminution appréciable de leur pouvoir oxydant. Des constatations analogues ont été faites chez des *Blattes* tuées par un séjour de 3 h. dans une atmosphère contenant des vapeurs du même toxique.

d) *Intoxication par le chloroforme.* — Deux *Carausius* immobilisés complètement après un séjour de 5 minutes dans un tube contenant des vapeurs de chloroforme sont retirés du tube à ce moment ; le premier est placé à l'air libre : il exécute des mouvements des pattes et des antennes 1/4 d'heure après ; il était donc anesthésié, et non tué, par le chloroforme ; le second, qui doit être simplement anesthésié, lui aussi, est injecté d'indigo réduit dès qu'il est sorti du tube : son épithélium trachéen et ses cellules trachéolaires paraissent aussi bleus que chez un animal normal injecté de la même substance. Chez d'autres *Phasmes* tués certainement par un séjour de 2 heures 1/2 dans une atmosphère chloroformée, les cellules trachéolaires ne sont plus colorées en bleu qu'autour de la région initiale des trachéoles ; cette coloration est plus intense, cependant, que celle que présentent les animaux asphyxiés (1) ; en général leurs noyaux demeurent incolores.

Résumé. — Lorsque l'animal meurt par privation d'O (immersion dans l'huile, séjour dans un gaz inerte), les cellules de l'organe respi-

(1) Pour apprécier ces différences d'intensité de coloration, il faut, naturellement examiner un certain nombre d'animaux, et, chez chacun, observer une grande quantité de cellules trachéolaires prélevées au même endroit (néphrocytes prothoraciques par exemple) ; la même quantité d'indigo ($0,2 \text{ cm}^3$) est injectée à tous à la base des pattes méso, l'aiguille de la seringue étant tournée vers l'avant.

ratoire perdent presque complètement leur pouvoir oxydant, ce qui semble bien montrer que ce pouvoir oxydant est dû à la présence dans ces éléments de l'O qui passe de la lumière des tubes aëri-fères dans le milieu interne. Le fait que ces cellules oxydent encore légèrement l'indigo montre que la mort survient avant que tout l'O contenu dans ces éléments soit consommé.

Lorsque l'animal meurt après séjour dans des gaz tels que anhydride carbonique, vapeurs de chloropicrine et de chloroforme, la mort survient lorsque l'animal possède encore dans ses cellules respiratoires une quantité notable d'O (surtout lorsqu'il s'agit des deux dernières substances); cette quantité d'O est plus grande que celle qui existe dans ces éléments lorsque l'Insecte succombe par privation d'O (immersion dans l'huile, séjour dans un gaz inerte). Il ne semble donc pas que la mort soit due alors à une déficience respiratoire comme l'affirme VERWORN; peut-être est-elle causée, comme CH. RICHTER croit que c'est le cas chez les Mammifères, par une paralysie du muscle cardiaque.

Chez les Insectes anesthésiés — et non tués — par le chloroforme, l'intensité de l'absorption de l'O ne semble pas ralentie d'une façon appréciable (tout au moins à l'instant où l'injection a été faite).

Ces résultats sont analogues à ceux que l'on a obtenus par des moyens tout différents (notamment par l'étude de signes cliniques) chez l'Homme et les Mammifères, chez les Poissons et les Coelentérés [LOEB et WASTENEYS (1913)] et même, tout récemment, chez les Insectes: BODINE (1922) a montré, en mesurant la quantité de CO² dégagée par des Orthoptères intoxiqués par diverses substances (chloroforme, éther, acétone, xylol, formol), que ces produits exercent une action narcotique propre, qui ne se laisse pas ramener à un simple phénomène asphyxique. LUND (1918) a montré de même que, chez les Infusoires (Paramécies), le taux des oxydations cellulaires est tout à fait indépendant de l'action toxique du cyanure de potassium; chez les Algues (Ulves), RAY (1923) a montré aussi que, dans certaines conditions, le chloroforme augmente la vitesse de production du CO².

H. — POUVOIR RÉDUCTEUR

DES CELLULES RESPIRATOIRES DES INSECTES

Le rôle de la cellule respiratoire consiste donc, en dernière analyse: 1° à absorber de l'O; 2° à céder ensuite cet O; cette cellule doit

donc manifester alternativement, dans des conditions déterminées, des propriétés réductrices ou oxydantes ; c'est ce que l'on observe précisément en utilisant des réactifs appropriés. Ses propriétés oxydantes, nous venons de les mettre en évidence en plaçant l'élément respiratoire en présence d'un corps qui se combine facilement avec l'O (leucodérivé de matières colorantes) : ce corps est oxydé immédiatement en régénérant le colorant primitif. Quant à ses propriétés réductrices, elles ont été reconnues depuis longtemps : déjà en 1865, MAX SCHULTZE avait observé que les cellules trachéolaires de l'organe lumineux des *Lampyres* mises en présence d'acide osmique s'emparent parfois de l'O de cette substance, et il se dépose de l'osmium métallique qui colore en noir ces cellules ; des constatations analogues ont été faites par WIELOWIEJSKI (1882), TOWNSEND (1904), LUND (1911), GEIPEL (1915) sur les cellules trachéolaires de l'organe photogène des *Lampyris* et des *Photinus*, par E. HOLMGREN (1896) sur les cellules multipolaires et « l'épithélium capillaire » [= cellules trachéolaires] des Chenilles et par RIEDE (1912) chez divers Insectes. Marcel PRENANT (1924 a) reconnaît également un pouvoir réducteur aux énormes cellules trachéolaires qui constituent l'organe rouge de la larve de *Gastrus equi* : ces éléments prennent une teinte bleu violacé uniforme après l'action de la benzidine et de l'eau oxygénée ; cette coloration est très fugace, mais réapparaît aussitôt par une nouvelle immersion dans l'eau oxygénée, pour disparaître ensuite, etc. ; « tout semble se passer, dit l'auteur, comme si la cellule, très réductrice, ramenait à chaque fois le bleu de benzidine à l'état de leucodérivé ». Il est à remarquer que les régions où s'opère la réduction de l'acide osmique par les cellules respiratoires coïncident avec celles où a lieu l'oxydation de l'indigo blanc ; on le constate avec netteté dans l'organe lumineux des *Lampyrides* : dans les cellules trachéolaires, le noircissement s'effectue dans le voisinage immédiat des trachéoles, et il est d'autant plus intense qu'on se rapproche davantage du tube chitineux ; en outre la plage noircie par l'osmium (les fig. de LUND le montrent nettement) a sa largeur maximum autour de la région initiale de la trachéole, là où précisément la zone bleue par l'indigo est la plus étendue. De plus, et les auteurs précédents n'insistent pas assez sur ce fait, l'épithélium trachéen réduit lui aussi l'acide osmique, surtout autour des fines ramifications qui vont donner naissance aux trachéoles.

Il est à noter également que la réduction de l'acide osmique par les cellules respiratoires n'a pas lieu lorsqu'on met celles-ci en présence d'une solution assez concentrée (5 %) de ce réactif ; chez les *Lampyres*, on l'obtient en général lorsqu'on place les animaux vivants dans une atmosphère contenant des vapeurs de cette substance ; avec d'autres

Insectes, chez lesquels on ne peut appliquer cette méthode parce qu'ils ferment leurs stigmates dès qu'ils sont placés dans le gaz toxique, on n'observe cette réduction que lorsque l'on plonge les tissus frais dans une solution étendue (1 p. 200) de la substance. Pour que la réaction ait lieu, il faut donc que les tissus ne soient pas tués immédiatement par le réactif ; il faut que les cellules respiratoires demeurent vivantes au moins pendant quelques instants au contact de l'acide osmique ; elles prennent alors à celui-ci l'O que, normalement, elles auraient tiré de la lumière du canal aérifère.

II. Insectes à appareil respiratoire des types hémipneustique et apneustique

Ces types d'appareil respiratoire se rencontrent chez les larves qui vivent dans l'eau ; si, comme il a été dit plus haut, un certain nombre de stigmates sont obturés, les autres livrant passage à l'air, l'animal appartient au type hémipneustique (exemple larves d'*Aeschnes*) ; si tous les stigmates manquent ou sont fermés, la larve appartient au type apneustique. Chez les larves de l'un et l'autre de ces groupes, l'O dissous dans l'eau pénètre à travers toute la surface des téguments, ou bien à travers des expansions particulières de la paroi du corps ou du rectum.

Le plus souvent ces expansions renferment dans leur cavité des tubes aérifères ramifiés : ce sont alors des branchies trachéennes ou trachéobranhies qui, suivant qu'elles sont à la surface externe du corps ou dans le rectum, s'appellent trachéobranhies externes (larves d'*Ephéméroptères*) ou trachéobranhies rectales (larves d'*Odonates*).

Parfois, ces expansions de la paroi du corps sont dépourvues plus ou moins complètement de trachées ; leur cavité renferme alors du sang : ce sont des branchies sanguines (larves de *Pelobius*, de *Cheironomus*).

Lorsque les larves, munies ou non de branchies, appartiennent au type hémipneustique, elles peuvent, lorsqu'elles sont retirées de l'eau, vivre quelque temps en utilisant l'air atmosphérique, qui pénètre par leurs stigmates non fermés (larves âgées d'*Aeschnides*, par exemple).

A. INSECTES A BRANCHIES TRACHÉENNES EXTERNES

a) *Larves d'Éphéméroptères*. — Les larves des Éphéméroptères possèdent des trachéobranches abdominales qui n'apparaissent qu'après les premières mues et aussi, parfois, des branches accessoires plus ou moins développées, situées en général sous les maxilles ou sous le thorax; le système trachéen aboutit à des stigmates qui [cf. HEINER (1914), fig. 27] sont normalement fermés, mais qui, nous le verrons plus loin, peuvent laisser sortir des bulles du gaz contenu dans les trachées lorsque l'animal est placé dans certaines conditions. La forme des trachéobranches est très variable : filaments plus ou moins bifurqués, lamelles simples, ou gémées, ou lacinées, etc.

J'ai étudié les larves d'*Ephemera danica* Müll. (1) et celles de *Cloëon dipterum* L. (2).

Les larves d'*Ephemera danica* possèdent sept paires de branches trachéennes (dont l'antérieure est atrophiée) situées sur les côtés de l'abdomen; chaque branche est composée de deux filaments coniques, réunis par leur base; leur cavité est remplie par des capillaires aérifères très nombreux, dont je n'ai pu observer le mode de terminaison; la paroi des branches est constituée par un épiderme excessivement mince recouvert d'une cuticule très délicate.

Chez les larves de *Cloëon dipterum*, il y a sept paires de trachéobranches lamelleuses, les 6 premières doubles, la 7^e simple; leur structure est analogue à celle des filaments branchiaux des larves d'*Ephemera* (3).

Comment l'O dissous dans l'eau arrive-t-il aux tissus? PALMÉN (1877) prétend que les tubes aérifères des animaux à système trachéen clos ne jouent aucun rôle respiratoire; ces tubes ne renfermeraient que

(1) Abondantes dans les cours d'eau des environs de Nancy; je dois leur détermination à M. LESTAGE, Assistant de la Station de Biologie lacustre d'Overmeire (Belgique).

(2) D'un bassin de Nancy, déterminées à l'aide du mémoire de LESTAGE: Contribution à l'étude des larves des Éphémères paléarctiques (*Ann. de Biol. lac.*, VIII, 1916, p. 213).

(3) Pour plus de détails sur les branches des Éphéméroptères, cf. VAYSSIÈRE (*Ann. Sc. nat. Zool.*, [6], XIII, 1882, p. 1); BRÜNER (*Zool. Anz.*, XXXIII, 1908, p. 806); DÜRKEN (*Zool. Anz.*, XXXIV, 1909, p. 449 et *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, XLIV, 1923, p. 439); LESTAGE (*op. cit.*).

de l'anhydride carbonique et serviraient « à dilater les voies sanguines »; d'après cet auteur, le sang circule activement à l'intérieur des trachéobranches, se charge dans ces organes de l'air ambiant qui pénètre par osmose, puis distribue l'O aux différents tissus. Mais la plupart des auteurs pensent que les trachées des animaux à système respiratoire clos sont bien des voies de distribution de l'O; ce corps serait puisé dans l'eau ambiante au niveau des trachéobranches.

Chez les larves adultes d'*Ephemera danica* qui ont reçu une injection intracœlomique d'indigo réduit, on n'observe aucun bleuissement de la paroi des branches trachéennes, ni des capillaires aérifères que celles-ci renferment; il n'y a pas non plus d'oxydation du réactif à l'intérieur des cerques (1); dans les autres régions du corps, l'épithélium trachéen renferme des granulations cytoplasmiques assez peu nombreuses et des sphérules soudanophiles de petite taille qui oxydent l'indigo blanc, ce qui indique un passage peu intense de l'O à travers leur paroi; le filament spiral, très atténué dans les fins rameaux, disparaît quand le tube s'engage dans le cytoplasme du tissu syncytial réticulé. Les trachéoles sont très ténues (moins d' $1\ \mu$ de diamètre) et s'étendent sur des longueurs relativement considérables, dépassant 1 mm.; elles sont entourées par une gaine de granulations indigophiles dans lesquelles sont dispersées quelques sphérules qui, elles aussi, oxydent l'indigo blanc. Les parois des ramifications des canaux aérifères qui recouvrent les organes internes livrent donc passage, comme chez les Insectes à stigmates fonctionnels, à l'O qui servira aux combustions vitales.

Dans la région proximale de la trachéole, les granules colorés forment une large plage bleu marine, qui se rétrécit rapidement lorsqu'on s'écarte de la trachée; bientôt les grains indigophiles ne constituent plus autour du capillaire qu'une gaine tellement mince qu'il semble, en certains endroits, que c'est la paroi chitineuse elle-même qui est colorée; de plus les granulations sont beaucoup plus pâles qu'autour de la région initiale de la trachéole. Si l'on compare une telle trachéole avec celle d'un Insecte aérien (trachéole que l'on observe entre les néphrocytes prothoraciques du *Carausius*, par exemple), on constate qu'à égale distance de la trachée les granulations pérित्रachéolaires sont beaucoup moins abondantes et beaucoup moins colorées par l'indigo bleu autour du premier capillaire qu'au voisinage du second. Cela tient, je pense, à ce que le tube a un

(1) Mêmes constatations après injection du leucodérivé du bleu de méthylène.

diamètre beaucoup plus petit chez l'Éphémère que chez le Phasme et que, par suite, l'O s'y renouvelle avec plus de difficulté. On pourrait croire que l'hématose est moins intense chez les larves d'Éphémères que chez les Insectes étudiés précédemment; je pense qu'il n'en est rien parce que si, à un niveau donné, le passage de l'O est peu actif à travers la paroi des trachéoles de ces larves, la surface d'oxydation est, par contre, augmentée considérablement par suite de l'extrême allongement de ces capillaires.

Donc, contrairement à l'opinion de PALMÉN, les trachées et trachéoles des larves d'Éphémères distribuent bien l'O au milieu interne.

Le fait que les trachéobranches demeurent incolores permet-il de supposer que ces organes ne jouent aucun rôle respiratoire? Leur cavité, très étroite, encombrée de touffes de capillaires aérifères, ne renferme pas de leucocytes, et le plasma sanguin ne paraît pas y pénétrer: les liquides colorés (solution aqueuse d'érythrosine, par exemple) injectés dans la cavité générale s'arrêtent en effet dans la région basilaire de ces filaments; on peut donc croire que ces organes n'ont pas oxydé l'indigo blanc parce que cette substance n'est pas arrivée à leur intérieur. Les observations suivantes permettront, je crois, de se faire une opinion sur le rôle de ces trachéobranches.

I. Lorsqu'une larve d'Éphémère est au repos sur le fond d'un cristalliseur contenant de l'eau ordinaire, ses filaments branchiaux sont animés de temps en temps de mouvements rythmiques qui débent par les filaments antérieurs et se propagent régulièrement jusqu'à ceux qui sont à l'autre extrémité de l'abdomen; chaque trachéobranche bat ainsi l'eau une ou deux fois, puis tous les filaments demeurent immobiles pendant un temps plus ou moins long, pour recommencer ensuite les mouvements précédents. BABAK et FOUSTKA (1907) ont remarqué que la fréquence et l'amplitude de ces battements dépendent de la teneur de l'eau en O: dans l'eau saturée d'air, les trachéobranches peuvent demeurer complètement immobiles pendant fort longtemps; mais si l'on place l'animal dans l'eau privée d'O par ébullition, on observe peu de temps après (15 secondes, par exemple), un premier battement des deux rangées de filaments, puis les mouvements se succèdent à des intervalles de plus en plus rapprochés pour, finalement, atteindre la fréquence de plus de 200 à la minute. Tout se passe donc alors comme si la larve cherchait à absorber la quantité normale d'O qui lui est nécessaire dans un temps donné en mettant ses trachéobranches en contact avec un plus grand volume d'eau. Ceci permettrait donc de supposer que les filaments branchiaux sont des organes d'absorption d'O.

II. D'autres expériences viennent également parler dans ce sens : H. DEWITZ (1890) a observé que si l'on ampute toutes les trachéobranches à des larves d'*Éphémères* jeunes ou qui sont au milieu de leur croissance, ces animaux muent plusieurs fois pendant les jours qui suivent l'opération et régénèrent leurs trachéobranches ; au bout de quelques semaines, celles-ci sont aussi développées que celles des témoins. Mais si l'ablation totale des branches est effectuée chez des larves qui ont atteint leur taille définitive, ou chez des nymphes, les animaux succombent toujours.

M. le Prof. CUÉNOT a fait de telles expériences d'ablation chez des larves de *Cloëon* et d'*Ephemera* ; il a eu l'obligeance de m'en communiquer les résultats, encore inédits ; je les résume succinctement :

α) *Cloëon*. Dix-sept larves de *Cloëon dipterum* L., ayant sensiblement la même taille, sont privées de la totalité de leurs lamelles branchiales ; cette opération s'effectue sans traumatisme : l'animal étant immobile au fond du vase, chaque lamelle se détache avec facilité lorsqu'on heurte un peu violemment sa base avec une aiguille ; cette chute des feuillettes est une véritable autotomie, qui doit se faire sans effusion de sang. 7 de ces larves meurent une demi journée après l'opération ; 5 autres succombent au bout d'un jour, 3 au bout de 2 jours, 1 après 3 jours et la dernière après 6 jours ; pendant ce temps, les témoins, placés dans les mêmes conditions, ne présentent aucune mortalité.

β) *Ephemera*. Dix-neuf larves d'*Ephemera* qui ont sensiblement la même taille sont privées, sans traumatisme également, de la totalité de leurs trachéobranches ; 10 (plus de la moitié) meurent le lendemain ou le surlendemain ; 3 succombent au bout de 3 jours et 4 au bout de 4 jours ; les deux larves qui restent survivent pendant 25 jours et meurent avant d'avoir mué, donc sans avoir régénéré leurs filaments branchiaux.

Deux larves d'*Éphémères* qui sont privées des deux tiers de leurs branches sont encore bien vigoureuses 17 jours après l'opération ; toutes les branches restantes sont enlevées à ce moment ; l'une des larves meurt 15 jours après l'opération, sans avoir régénéré ses branches ; l'autre résiste pendant 27 jours, mais a régénéré ses filaments branchiaux (1).

(1) Ces expériences ont été faites au début de la saison chaude (mai) ; les larves de *Cloëon* et d'*Ephemera* opérées étaient conservées dans des cuvettes, sur fond de gravier.

Quinze larves de *Cloëon* sur 17, les 5/6 environ, succombent donc pendant les deux jours qui suivent l'ablation de la totalité de leurs trachéobranches ; les 9/10 des larves d'Éphémères du premier lot meurent dans les 4 jours qui suivent pareille amputation ; comme tout traumatisme opératoire ne peut être invoqué pour expliquer cette mortalité, il faut bien admettre que celle-ci est due à l'absence même des trachéobranches. Ces organes doivent donc jouer certainement, chez les animaux mis en expérience, un rôle très important dans l'absorption de l'O ambiant.

J'ai refait par la suite des expériences analogues chez des larves de *Cloëon dipterum* ayant 5 mm. de long (longueur mesurée du front à l'anus) : 10 de ces animaux sont privés de la totalité de leurs trachéobranches le 23 octobre, puis sont conservés dans un cristalliseur contenant des tiges d'*Elodea canadensis* et placé dans une chambre non chauffée : deux larves sont mortes le lendemain, une troisième le second jour, une autre encore le 13^e jour ; les six autres sont demeurées bien vigoureuses et n'avaient pas régénéré de trachéobranches le 10 novembre, soit 18 jours après l'amputation. Pendant ce temps, j'ai recueilli 7 mues : une le 3^e jour, une le 6^e, 2 le 10^e et 3 le 13^e jour ; le 18^e et le 27^e jour, j'ai trouvé de nombreuses mues, et le 27 novembre (35^e jour), les 6 larves possédaient des trachéobranches régénérées, à l'état de moignons chez certains individus, assez développées, mais plus petites cependant que les lamelles normales, chez d'autres exemplaires. Les 6 animaux semblent être encore très bien portants au moment où j'écris ces lignes, un mois et demi après l'amputation. Parmi les témoins, un animal a succombé pendant les premiers jours de l'expérience. Sur les 10 larves de *Cloëon* privées de toutes leurs trachéobranches, 6, soit les 3/5, peuvent donc vivre pendant près d'un mois sans ces organes, alors que, de celles qui ont été opérées au mois de mai, aucune n'a survécu plus de 6 jours. Comment expliquer cette divergence dans les résultats ?

Pendant les premiers jours qui suivent l'ablation des trachéobranches, les larves étudiées prennent, je pense, l'O dont elles ont besoin dans l'air que renfermaient leurs trachées au moment de l'opération ; les expériences d'immersion d'Insectes aériens dans l'eau montrent en effet que ces animaux peuvent vivre pendant 4-5 jours (parfois même jusqu'à 18 jours, d'après LYONET) en utilisant cette réserve d'air ; il n'y a donc rien d'étonnant à ce que des larves d'Éphéméroptères privées des organes qui, normalement, leur fourniraient l'O dont elles ont besoin, puissent survivre à l'opération pendant une et même à la rigueur pendant deux semaines ; inutile, pour expliquer cette survie, d'invoquer une respiration tégumentaire ou intestinale, comme le fait DEWITZ.

Dans le cas des larves de *Cloëon* opérées pendant la belle saison, la survie a été moins longue que chez celles qui ont été amputées pendant la saison froide, sans doute parce que les premières ont été maintenues à une température supérieure à celle auxquelles ont été soumises les secondes : on sait en effet [PEYRON (1886), VERNON (1897), A. KROGH (1914), ELLINGER (1915), BUDDENBROCK et ROHR (1922 *a* et *b*)] (1) que, chez les Insectes, la consommation d'O est d'autant plus grande que la température est plus élevée; les larves du premier lot (mai) auraient consommé plus rapidement que les secondes l'O qui existait dans leur appareil trachéen au moment de l'amputation; chez les animaux du second lot, cette réserve d'O aurait permis aux larves, dans une certaine mesure tout au moins, d'attendre le moment où ont apparu les trachéobranchies régénérées.

Je dis dans une certaine mesure, car je me demande si ces larves opérées en octobre n'ont pas, pendant les semaines qui se sont écoulées entre l'ablation des trachéobranchies et la régénération de ces organes, absorbé de l'O en nature à l'aide de leurs stigmates; les larves du premier lot n'ont pu le faire : placées dans une cuvette de verre à fond de gravier, elles ne pouvaient guère sortir dans l'atmosphère; mais celles du second lot avaient à leur disposition les petites bulles d'O qui étaient rejetées par les *Elodea* et qui adhéraient pendant quelque temps aux plantes avant de monter à la surface de l'eau. On n'a pas démontré jusqu'à présent que les stigmates des larves d'Éphémérides sont fonctionnels, mais les observations suivantes permettent de le supposer; elles montrent que, temporairement du moins, ces orifices peuvent livrer passage aux gaz : V. GRABER (1877) a remarqué que si l'on raréfie l'air qui est au-dessus de l'eau où vivent des larves d'Éphémérides, on voit se dégager des bulles de gaz par les stigmates; H. DEWITZ (1890) a vu que des larves d'Éphémères exposées en plein soleil laissent échapper de temps en temps par deux stigmates thoraciques des bulles gazeuses; il a obtenu le même résultat lorsque le vase est chauffé avec la main, ou lorsque les animaux sont dans de l'alcool dilué. HEINER (1914) signale également un tel dégagement gazeux par les stigmates thoraciques lorsqu'on élève la température de l'eau ambiante; la sortie de l'air s'effectue déjà chez les larves jeunes.

Enfin l'expérience suivante me pousse très fortement à croire que les larves de *Cloëon* privées de trachéobranchies peuvent respirer de

(1) Voir aussi BÜTSCHLI (O.). *Arch. Anat. Physiol.*, 1874, p. 348. — SLOWTZOFF (B.). *Biochem. Zeitschr.*, XLXI, 1909, p. 497). — BATELLI (F.) et STERN (L.). *Ibid.*, LVI, 1913, p. 50. — KANITZ (A.). *Temperatur und Lebensvorgänge*, Berlin, 1915.

l'air en nature : 6 de ces animaux, opérés fin novembre, sont placés dans un récipient cylindrique à bords rodés de 27 cm. de haut sur 9,5 cm. de diamètre, totalement rempli d'eau bien aérée, fermé par une lame de verre rodé, et placé dans une chambre froide; les animaux ne peuvent être en contact avec aucune bulle d'air; 4 d'entre eux sont morts entre le 7^e et le 10^e jour après l'opération, sans avoir mué ni par conséquent régénéré les trachéobranches; les 2 autres sont morts entre le 11^e et le 13^e jour. Dans l'ensemble, ces larves ont donc résisté plus longtemps que celles qui ont été opérées en mai (effet de la différence de température du milieu?), mais beaucoup moins que celles qui avaient de l'O en nature à leur disposition (larves opérées en oct).

Six larves de même taille, pourvues de leurs trachéobranches et placées dans des conditions identiques aux précédentes, étaient encore toutes vivantes 12 jours après; deux seulement d'entre elles ont succombé entre les 13^e et 30^e jours passés dans ce milieu, et deux autres entre le 30^e et le 40^e. La mort des 6 larves amputées de l'expérience précédente est donc bien due à l'absence des lamelles branchiales, et non à la diminution de la teneur de l'eau en oxygène. En outre cette expérience met une fois de plus en évidence le rôle respiratoire de ces lamelles.

Résumé. — Les larves d'Éphéméroptères doivent absorber à l'aide de leurs trachéobranches de l'O dissous dans l'eau; ce gaz passe dans les trachées, qui le distribuent au milieu interne; les trachéobranches ne sont pas le siège de l'hématose. Il est fort probable que les larves privées de ces appendices peuvent survivre quelque temps en absorbant de l'air en nature par leurs stigmates.

b) *Larves de Tipula maxima Poda* (= *T. gigantea Schrk.*). — Les larves de ce Diptère (1) possèdent à la partie postérieure du corps 6 expansions filamenteuses des téguments que les auteurs considèrent généralement comme étant des branchies trachéennes; je n'ai pas constaté de bleuissement de ces organes après injection d'indigo réduit à la larve (pourtant cette substance pénètre bien à l'intérieur des

(1) Trouvées par M. Lienhart dans une source froide des environs de Nancy; déterminées à l'aide du mémoire de GERBIG (1915). Les larves de Tipules ont un système trachéen ouvert, mais je les étudie dans ce paragraphe à cause de leurs prétendues « branchies trachéennes », à structure assez analogue à celle des trachéobranches des Insectes à système aérifère clos.

filaments, qu'elle rend turgescents); on ne peut donc leur attribuer un rôle respiratoire. D'ailleurs leur cuticule, relativement épaisse, ornée

de poils, paraît peu favorable au passage de l'O₂; de plus ces expansions, en nombre variable suivant les espèces, peuvent manquer totalement chez certaines formes (*Tipula paludosa* Meig., *T. hortensis* Meig.), ce qui fait présumer, mais rien que cela, que ce ne sont pas des organes indispensables à la vie.

Le système aérifère des larves de *Tipula maxima* s'ouvre par deux stigmates situés à l'extrémité postérieure du corps; chacun d'eux conduit dans une chambre chitineuse (fig. III, *p*) en forme d'entonnoir (poumon trachéen des auteurs), étudié par GERBIG (1915); du fond de la chambre part un énorme tronc trachéen et, de ses parois latérales, se détachent des trachées très courtes, en général groupées par deux (fig. III, *l*); le filament spiral de ces tubes disparaît brusquement et chaque conduit se continue par une douzaine de capillaires *b* dépourvus d'épaississement chitineux, groupés sur une grande longueur en un faisceau étroit; le faisceau se bifurque plusieurs fois et les capillaires se séparent les uns des autres. Cette disposition a été décrite par BROWN et par GERBIG chez différentes espèces; ce dernier pense, mais sans en être certain, que ces canalicules représentent des trachéoles qui seraient logées à l'intérieur d'une cellule trachéolaire dont il n'a pu voir les contours, mais dont le noyau

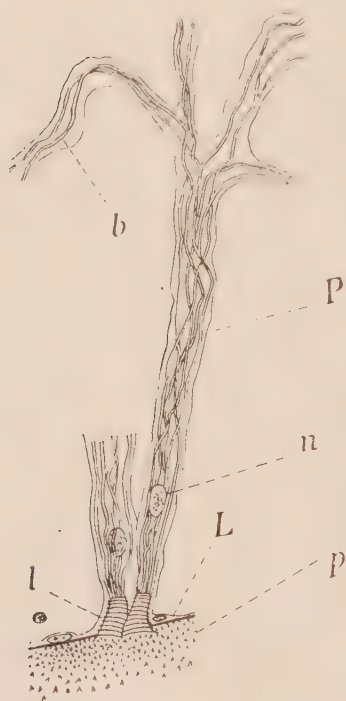


Fig. III. — « Poumon trachéen » de la larve de *Tipula maxima* Poda après injection intracœlomique d'indigo blanc : *p*, paroi chitineuse du « poumon »; *L*, son épithélium; *l*, les courtes trachées latérales jumelées; *P*, bras de la cellule trachéolaire dans l'intérieur duquel est logé un faisceau de trachéoles; *n*, noyau de cette cellule; *b* trachéole se rendant dans des cellules trachéolaires qui recouvrent la surface interne de l'épiderme tégumentaire de la larve (Étalement à l'état frais; alcool à 70°; carmin boracique) $\times 700$. — Pour conserver plus de clarté au dessin, les granulations pérित्रachéolaires qui ont oxydé l'indigo blanc n'ont pas été représentées.

serait parfaitement visible dans la région proximale du faisceau.

J'ai pu, chez les larves de *T. maxima* injectées d'indigo blanc,

me rendre compte que les suppositions de GERBIG correspondaient bien à la réalité : chez de tels animaux, le cytoplasme de l'épithélium *L* du « poumon trachéen » renferme quelques granulations qui sont disséminées sans ordre apparent ou groupées en chaînettes parallèles à la surface et qui bleussent fortement l'indigo blanc ; ceci montre qu'il se produit un faible passage d'O à travers la paroi de cette chambre stigmatique ; l'épithélium des courtes trachées latérales oxyde légèrement, lui aussi, l'indigo réduit ; quant aux canalicules, ils apparaissent noyés dans une gaine de granulations bleu foncé qui sont réparties dans le cytoplasme d'une cellule trachéolaire géante ; les parois de cette cellule sont accolées à la périphérie du faisceau des trachéoles (fig. III, *P*) ; son noyau *n*, situé à 10 μ environ de l'extrémité du tronc spiralé, est allongé dans le sens de l'axe du faisceau et correspond bien à celui qu'ont signalé BROWN et GERBIG ; lorsque le faisceau de trachéoles se bifurque, la cellule *P* émet des ramifications à l'intérieur desquelles se logent les faisceaux secondaires *b* ; ces brides cytoplasmiques s'anastomosent avec les cellules trachéolaires qui tapissent la face interne des téguments de la larve et les trachéoles issues du « poumon trachéen » continuent leur trajet à l'intérieur de ces dernières.

Autour des différents organes de la larve, j'ai observé des réseaux de cellules trachéolaires analogues à ceux qui ont été décrits précédemment.

c) *Larves d'Odonates zygoptères*. — Chez les larves de ce groupe (larves de Caloptérygides, Lestides, Agrionides), la partie postérieure du corps porte trois lamelles renfermant de nombreuses ramifications trachéennes, d'où le nom de lamelles caudo-branchiales ou de trachéobranhies sous lequel on les désigne ordinairement. En outre, chez les Caloptérygides, le rectum renferme des bourrelets à l'intérieur desquels les trachées se ramifient abondamment : ces bourrelets sont des trachéobranhies rectales analogues à celles que nous rencontrerons chez les Odonates anisoptères.

Le rôle respiratoire des lamelles caudo-branchiales a été contesté par divers auteurs : PAUL BERT [*in* MARCHAL (1913)] a pu conserver en vie des larves d'*Agrion* auxquelles il avait enlevé toutes ces lamelles et a assisté à la régénération de ces dernières sans que les animaux aient paru jusque là souffrir de leur absence. H. DEWITZ (1890) et JANDA (1910) ont fait des observations analogues : DEWITZ a pu conserver vivantes pendant plusieurs jours (« wochenlang ») et JANDA parfois pendant plusieurs mois des larves d'Agrionides privées de la totalité de ces lamelles. J'ai fait des expériences analogues sur des larves d'Agrionides (*Platynemis pennipes* Pall. et d'*Agrion* sp.), de

Lestides (*Lestes* sp.) et de Caloptérygides (*Calopteryx splendens* Harr.) (1).

17 larves d'Agrionides divers et de *Lestes* ayant de 8 à 22 mm. de long (sans compter les lamelles caudo-branchiales) sont privées de leurs 3 lamelles caudo-branchiales le 23 octobre et sont conservées dans un cristallisoir rempli d'eau avec des tiges d'*Elodea canadensis*; le vase est placé dans une chambre non chauffée et l'eau est renouvelée tous les 3-4 jours; le 4^e jour après l'opération, une larve de *Platynemis* et une d'*Agrion* ayant 2 cm. de long succombent; les autres demeurent bien vigoureuses; l'une d'entre elles mue le 13^e jour et, le même jour, une larve de *Platynemis* de petite taille meurt. Les 14 animaux restants sont tous bien portants le 1^{er} décembre; les tiges d'*Elodea* sont retirées à ce moment du cristallisoir; déjà le 5 décembre, 4 larves étaient mortes; le 9 décembre (8^e jour après le retrait de la végétation), 3 autres avaient succombé; les 7 restantes sont mortes entre le 9 et le 24 décembre. Pendant toute la durée de la survie, aucune larve n'a régénéré ses lamelles caudales. Des larves d'Agrionides non opérées, ou privées de deux lamelles caudales seulement, qui ont vécu dans les mêmes conditions que les larves privées de la totalité de leurs lamelles (2), n'ont présenté aucune mortalité.

Le 23 octobre, 4 larves de *Calopteryx splendens* sont privées de la totalité de leurs lamelles caudo-branchiales et conservées dans un cristallisoir renfermant de l'eau avec des feuilles d'*Elodea*, placé dans une chambre non chauffée; une larve est morte le 8^e jour après l'amputation; les 3 autres ont mué les jours suivants et, le 2 janvier, plus de 2 mois après l'opération, elles étaient encore bien vigoureuses; elles n'avaient pas régénéré leurs lamelles caudales.

DEWITZ pense que le passage de l'O doit s'effectuer, chez les larves privées de leurs trachéobranchies, à travers la paroi du rectum; celui-ci est irrigué en effet par un courant d'eau qui entre puis sort par l'anus. GERICKE (1919) croit, lui aussi, au renouvellement de l'O par la voie rectale, les larves d'*Agrion* et de *Calopteryx* qu'il a privées de leurs lames caudales mourant en moins de 24 heures lorsque l'anus est obturé par un tampon de collodion. Il est à remarquer aussi que les larves d'Agrionides peuvent autotomiser leurs lamelles

(1) Toutes ces larves ont été déterminées à l'aide du mémoire de ROUSSEAU (*Ann. Biol., lac.*, III, 1909, p. 300); elles ont été pêchées dans la Meurthe, aux environs de Nancy.

(2) Certaines ont même vécu dans le cristallisoir qui contenait les larves dépourvues de leurs 3 lamelles.

caudo-branchiales quand on les excite [JANDA (1910), PERFILJEV (1922)]; ce fait semble indiquer que ces appendices ne doivent pas être absolument indispensables à la vie.

Chez les larves de Zygoptères normales que j'ai étudiées (*Platycnemis*, *Agrion*, *Lestes*, *Calopteryx*), les lamelles caudo-branchiales n'oxydent pas l'indigo blanc, même lorsque le réactif est injecté à refus dans la cavité coelomique; l'épithélium rectal des larves d'*Agrion*, *Platycnemis*, *Lestes* présente bien une coloration bleue très pâle dans le pôle coelomique des cellules, mais elle n'est pas assez intense pour que je puisse affirmer qu'elle est due au passage de l'O respiratoire plutôt qu'à l'action de la faible quantité d'O qui aurait pu demeurer dans l'eau de dissection; les trachéobranches rectales des larves de *Calopteryx* normales ne présentent aucun bleuissement. Si les trachéobranches externes et rectales sont des organes respiratoires, ils servent donc uniquement à l'absorption de l'O et ne sont pas le siège de l'hématose; le gaz absorbé par elles passerait dans la cavité des tubes aérifères et serait distribué par ceux-ci au milieu interne: l'épithélium des trachées et les cellules trachéolaires qui recouvrent les différents organes internes oxydent en effet l'indigo blanc comme chez les Insectes aériens. Donc, chez les larves de Zygoptères comme chez celles des Éphéméroptères, la méthode employée permet de déceler chez les animaux normaux les endroits où l'O trachéen et trachéolaire passe dans le milieu interne, mais ne met pas en évidence les points où l'O ambiant pénètre dans la lumière de ces conduits.

Si l'on injecte une goutte d'indigo réduit à des larves de *Platycnemis* ou d'*Agrion* privées depuis un mois et demi de la totalité de leurs lamelles caudo-branchiales, on voit que la paroi de l'intestin postérieur bleuit violemment, surtout dans la portion voisine de l'anus; ceci indique que le passage de l'O s'effectue bien chez ces animaux, comme le pensaient DEWITZ et GERICKE, à travers la paroi de l'intestin postérieur.

La respiration rectale représente-t-elle l'unique moyen par lequel les larves privées de leurs trachéobranches externes retirent du milieu ambiant l'O dont elles ont besoin? Ne pourrait-on pas faire intervenir aussi, pour expliquer la survie, une absorption d'O gazeux par des stigmates? Les larves d'*Agrionides* possèdent en effet, déjà dans leur jeune âge (quand elles ont une longueur de 3 mm., non compris les lamelles caudales), une paire de stigmates thoraciques situés entre le pro- et le mésotergite; BERVOETS (1913) a mis en évidence ces stigmates en faisant un vide progressif au-dessus de l'eau où vivent ces animaux: des bulles d'air se dégagent alors par ces orifices. Les stigmates doivent fonctionner, comme le fait remarquer BERVOETS, au

moment de la métamorphose ; peut-être aussi servent-ils de soupape au système trachéen ; il est bien possible également qu'ils laissent pénétrer de l'air en nature lorsque les larves séjournent dans l'atmosphère : c'est grâce à leur présence, sans doute, que les larves d'*Agrion* qu'EAST (1900) a retirées de l'eau ont pu vivre encore pendant un mois. Peut-être les larves de Zygoptères que j'ai privées de toutes leurs lamelles caudo-branchiales ont-elles, pendant leur survie, absorbé non seulement de l'O dissous dans l'eau — en utilisant leur rectum — mais aussi de l'O gazeux (bulles d'O fournies par les *Elodea*) à l'aide de leurs stigmates ; il est à noter en effet que la mortalité des larves de *Platynemís*, de *Lestes* et d'*Agrion* opérées augmente considérablement lorsque les *Elodea* sont retirées de l'eau : alors que, parmi les larves privées de la totalité de leurs lamelles caudo-branchiales, 3 seulement sur 17 meurent pendant les 38 jours qu'elles passent dans l'eau pourvue d'*Elodea*, la totalité des 14 larves restantes succombe pendant les 23 jours qui suivent le retrait de ces plantes (7 d'entre elles [la moitié] sont déjà mortes le 8^e jour qui suit ce retrait). Etant donné les conditions de l'expérience, je ne pense pas qu'on doive faire intervenir, pour expliquer cette mortalité, une diminution de la teneur de l'eau en O lorsque cette eau est privée de sa végétation. Il est à remarquer en outre que des larves d'Agrionides témoins, qui sont pourvues de trois et même d'une seule lamelle caudo-branchiale, et qui séjournent en même temps que les larves privées de leurs trois lamelles, d'abord dans de l'eau pourvue d'*Elodea*, puis dans de l'eau privée de végétation, ne meurent pas lorsqu'elles séjournent dans ce second milieu. C'est ainsi, par exemple, que la totalité des larves de *Platynemís* normales et des larves d'*Agrion* pourvues d'une seule lamelle caudale, qui ont vécu depuis le 23 octobre dans le cristalliseur même où étaient placées les larves privées de leurs trois lamelles, étaient encore bien vivantes le 31 décembre, un mois après la retraite des *Elodea*, tandis que les larves dépourvues des trois lamelles étaient toutes mortes depuis plusieurs jours.

Il semble donc bien que les lamelles caudales jouent un rôle respiratoire : leur présence a permis aux larves témoins d'absorber dans l'eau privée d'*Elodea* tout l'O qui leur était nécessaire et de continuer à vivre, tandis que les larves d'Agrionides qui sont privées de ces organes n'ont pu puiser dans cette eau, à l'aide de leur rectum, tout l'O dont elles avaient besoin, et elles ont succombé.

Chez les larves de Caloptérygides, le rectum, qui est pourvu d'abondantes trachéobranhies, joue un rôle respiratoire plus important que celui des larves d'Agrionides : les 3 larves de *Calopteryx splendens*

qui, après amputation de leurs trois lamelles caudo-branchiales le 23 octobre, ont vécu plus de deux mois (jusqu'au 2 janvier) dans de l'eau pourvue d'*Elodea*, sont placées, le 2 janvier, dans de l'eau privée de végétation : alors que les larves d'*Agrionides* et de *Lestides*, qui ont été amputées de ces lamelles et ont subi par la suite un traitement analogue, mouraient en grand nombre les jours qui suivaient le retrait des végétaux, les 3 larves de *Calopteryx* étaient encore très bien portantes plus d'un mois et demi après que leur eau a été privée de végétation : leur rectum a suffi à leur procurer tout l'O dont elles avaient besoin. J'ai à ce moment obturé l'anus à l'une d'elles avec du collodion : cette larve est morte quelques jours plus tard, sans doute asphyxiée.

En résumé, les lamelles caudo-branchiales des larves d'Odonates zygoptères servent à absorber l'O dissous dans l'eau, mais l'hématose ne s'effectue pas à leur intérieur ; l'O qu'elles absorbent passe à l'état gazeux dans les trachées et trachéoles, qui le distribuent au milieu interne ; il en est de même pour les branchies rectales des larves de *Caloptérygides*. Ces lamelles peuvent être suppléées dans leur fonction par le rectum (qui joue un rôle respiratoire particulièrement important chez les *Caloptérygides*) et peut-être aussi par les stigmates thoraciques.

d) *Larves de Sialis lutaria L.* — Les larves de *Sialis* possèdent 7 paires de branchies abdominales filamenteuses dont la cavité, relativement large, renferme des ramifications trachéennes remplies d'air et du sang ; les cellules épithéliales de leur paroi ont une structure très différente des cellules hypodermiques très aplaties, à cytoplasme hyalin, à noyau minuscule des trachéobranhies des larves d'*Éphémères* : leur cytoplasme est en effet très abondant, bourré de très fines granulations réfringentes, et parcouru en outre par de nombreuses tonofibrilles perpendiculaires à la surface externe du filament ; les noyaux, très chromatiques, sont volumineux et, dans la région qu'ils occupent, le contour cellulaire fait saillie dans la cavité de la branchie. Ces caractères rappellent ceux des cellules épithéliales des branchies de certains Crustacés, Écrevisse par exemple.

L'indigo blanc injecté dans la cavité générale de ces larves pénètre plus ou moins dans la cavité des filaments branchiaux qui sont dans la région du point d'injection, et est oxydé par les granulations cytoplasmiques de l'épithélium ; de l'O ambiant doit donc traverser la

paroi de ces appendices; l'O qui pénètre à travers l'épithélium doit passer dans la lumière des capillaires qui sont appliqués contre la paroi interne de l'organe et est distribué aux différentes régions du corps par les trachées et trachéoles : l'indigo blanc injecté est oxydé, en effet, comme chez les Insectes aériens, par l'épithélium des trachées et, surtout, par les cellules trachéolaires qui entourent les divers organes internes.

Il ne m'a pas été possible de discerner un bleuissement du plasma sanguin dans la cavité des trachéobranches; on peut voir quelquefois dans cette cavité des amibocytes jeunes qui ont oxydé l'indigo blanc (oxydation due, nous le verrons plus loin, à la fixation d'O respiratoire par ces globules), mais l'on ne peut pas affirmer que cette oxydation s'est bien effectuée à l'intérieur de la branchie; peut-être a-t-elle eu lieu avant que les globules aient pénétré dans les filaments, alors qu'ils étaient en contact avec les ramifications aérifères de l'intérieur du corps. On ne peut donc affirmer que les filaments branchiaux des larves de *Sialis* fonctionnent à la fois comme branchies trachéennes et comme branchies sanguines.

B. INSECTES A BRANCHIES TRACHÉENNES RECTALES

Larves d'Odonates anisoptères. — La face interne du rectum de ces animaux présente des bourrelets allongés, portant des papilles ou des lamelles transversales dans lesquelles se ramifient des trachées; ces organes, appelés trachéobranches rectales, sont baignés par un courant d'eau qui entre puis sort par l'anus et serviraient à l'absorption de l'O dissous dans l'eau (1); d'après PALMÉN (1877), MARTIN (1891-92), BABAK et FOUSTKA (1907), le rectum pourrait également absorber de l'air en nature. Ces animaux possèdent en outre des stigmates qui peuvent devenir fonctionnels lorsque l'eau dans laquelle ils vivent est peu aérée : des nymphes âgées d'Aeschnides placées dans de l'eau bouillie [DEWITZ (1890)] viennent à la surface pour prendre de l'air en nature à l'aide de ces stigmates; ces orifices ne sont pas complètement clos et peuvent livrer passage aux gaz lorsque l'animal

(1) Des larves d'Aeschnides auxquelles on obture l'anus avec du collodion sont immobilisées au bout de quelques heures (début d'asphyxie). — Les mouvements respiratoires de ces larves ont été étudiés notamment par BAUDELLOT (1864), BABAK et FOUSTKA (1907), MATULA (1911) et H. WALLENGREN (1914).

est placé dans certaines conditions: Bervoets (1913) voit s'échapper des bulles gazeuses par une paire de stigmates situés derrière la troisième paire de pattes, dans l'intersomite métasternite — premier segment abdominal, lorsqu'on raréfie l'air situé au-dessus de l'eau où vit la larve.

J'ai expérimenté sur des larves de *Gomphus vulgatissimus* L. et d'*Aeschna* sp. séjournant dans l'eau (déterminées dans ROUSSEAU, *Ann. de Biol. lac.*, III, 1909, p. 300). Après injection d'indigo réduit, les trachéobranches rectales ne présentent aucun bleuissement; SADONES (1896) dit avoir vu quelquefois des globules sanguins à leur intérieur et même avoir pu faire pénétrer de l'encre de Chine dans leur cavité; je n'ai pu faire de telles observations, et je doute fort qu'il s'effectue une hématoze à l'intérieur de ces organes. Comme les trachéobranches des larves des Éphéméroptères et des larves d'Odonates zygoptères, ces papilles rectales doivent servir uniquement à l'absorption de l'O₂; ce corps passerait ensuite immédiatement dans la lumière des ramifications trachéennes qui remplissent la cavité de ces organes; les tubes aérifères distribueraient ensuite l'O₂ au milieu interne. Chez les Anisoptères, en effet, les trachées et trachéoles qui se rendent aux différents tissus se comportent à l'égard de l'indigo réduit comme chez les Insectes aériens: la substance est oxydée par des granulations cytoplasmiques et des sphérules de l'épithélium trachéen et des cellules trachéolaires (v. Pl. IV, fig. 13); le bleuissement est particulièrement intense autour de la région initiale des trachéoles. Comme chez les larves d'Éphémères, ces dernières sont extrêmement ténues et atteignent une longueur considérable; à partir d'une centaine de μ de la trachée, la gaine bleue qui entoure ces capillaires est très étroite et peu violemment colorée. L'épithélium de certaines trachées, notamment celui des troncs longitudinaux qui sont issus de ramifications rectales et celui des rameaux qui recouvrent l'ovaire, renferme de nombreux grains pigmentaires brunâtres mêlés aux granulations à indigo (v. Pl. III, fig. 9).

Les cinq pièces inégales qui constituent la pyramide anale et qui sont abondamment pourvues, elles aussi, de canalicules aérifères, ne présentent pas non plus de bleuissement après l'injection, ce qui était à prévoir, ces appendices étant revêtus d'une cuticule extrêmement épaisse, peu perméable à l'O₂.

Remarques. — L'étude de l'appareil respiratoire des larves aquatiques que nous venons d'étudier fait attirer l'attention sur un fait connu, mais qui n'est pas suffisamment mis en lumière dans les ouvrages classiques: chez ces animaux, l'organe où s'effectue la pénétration de l'O₂ (branchie trachéenne) n'est pas le même que celui

où a lieu l'hématose (tubes aérifères qui se rendent aux différents organes internes). L'O qui vient de traverser la paroi d'un poumon de Vertébré, ou d'une branchie de Crustacé ou de Poisson, par exemple, se fixe sur le sang immédiatement, au niveau même de ces organes; ici, au contraire, l'O qui pénètre dans une branchie trachéenne n'est pas utilisé sur place pour l'hématose, mais doit, pour se fixer sur le sang, être conduit à l'intérieur du corps par des conduits trachéens.

Ceci même, au fond, se retrouve aussi chez les Insectes à type respiratoire holopneustique: chez ceux-ci, en effet, nous savons que le passage de l'O dans le milieu interne s'effectue principalement au niveau des trachéoles; pratiquement, les cellules trachéolaires sont les véritables organes d'hématose; les trachées, surtout les troncs issus des stigmates et leurs grosses ramifications sont très peu perméables à l'O et servent surtout à conduire l'air aux trachéoles. On pourrait comparer cette disposition à celle d'un poumon de Mammifère dont les ramifications des bronches s'allongeraient considérablement en s'écartant les unes des autres et en s'insinuant entre les différents organes internes: les lobules pulmonaires seraient complètement isolés les uns des autres et les échanges gazeux s'effectueraient dans les différentes régions du corps, à des points pouvant être très éloignés de la trachée-artère.

C. INSECTES A BRANCHIES SANGUINES

Larves de Chironomides. — Ces animaux possèdent des trachées à épaississement spiral qui aboutissent, d'après PAUSE (1919) à deux paires de stigmates thoraciques; ces tubes, vides chez les toutes jeunes larves, renferment de l'air chez les animaux âgés; PAUSE dit qu'il s'agit d'un organe rudimentaire qui ne doit jouer aucun rôle respiratoire. Le liquide sanguin renferme chez certaines espèces du genre *Cheironomus* de l'hémoglobine dissoute dans le plasma.

J'ai retrouvé, chez une larve de *Cheironomus* du groupe *plumosus* L. (1), l'appareil aérifère décrit par PAUSE; les tubes à épaississement spiral se continuent par des trachéoles typiques, intercellulaires, que cet auteur n'avait pas observées. Trachées et trachéoles se vident très facilement de leur gaz lorsqu'on dissèque l'animal. Après avoir

(1) Ces larves ont été déterminées par M. l'Abbé J. J. Kieffer, de Bitche, que je remercie bien sincèrement.

injecté une goutte d'indigo réduit dans la cavité générale de ces larves conservées dans la mousse humide, on obtient un bleuissement de l'épithélium trachéen et une coloration bleu marine des cellules trachéolaires; celles qui recouvrent la face interne de l'épithélium tégumentaire, notamment, forment un magnifique réseau bleu; l'appareil aérifère de ces larves est donc fonctionnel. L'hémoglobine dissoute dans le plasma sanguin oxyde très rapidement aussi le réactif et il se précipite de très fins granules d'indigo bleu qui, en certains endroits, constituent des amas irréguliers qu'il est difficile parfois de ne pas confondre avec les nuages bleus des cellules trachéolaires.

Je n'ai pas observé d'oxydation de l'indigo blanc dans l'épithélium tégumentaire, ni dans la paroi de l'intestin; J. SCHNEIDER (1904) pense qu'il existe une respiration intestinale; je ne crois pas que le tube digestif livre passage à l'O.

Certains auteurs attribuent une fonction respiratoire aux quatre expansions de la cavité générale qui sont portées par la face ventrale du 8^e segment abdominal; la cavité de ces diverticules est remplie de sang, et ces organes joueraient le rôle de véritables branchies sanguines. Chez les larves qui ont reçu une goutte d'indigo blanc dans la région postérieure du corps, le réactif ne pénètre pas à l'intérieur de ces « branchies » : la plus grande partie est immédiatement oxydée sur place, dans les derniers segments, par le sang; de plus, il se forme très souvent dans le liquide coelomique, à la base de ces diverticules, un amas de grains d'indigo bleu qui fait bouchon et empêche l'indigo blanc non encore oxydé de pénétrer. Je n'ai pu constater de bleuissement des cellules épithéliales de ces organes, mais peut-être est-ce parce que l'indigo réduit n'a pu arriver à leur contact. Je n'ai pas observé non plus d'oxydation de l'indigo réduit dans les tubes ramifiés que portent les larves âgées sur la face dorsale de la tête (on a attribué parfois à ces organes une fonction respiratoire).

III. Le rôle du sang dans les échanges respiratoires chez les Insectes

Les Trachéates possèdent un appareil respiratoire d'un type tout à fait particulier : les tubes aérifères se répandent dans toutes les cavités du corps; les plus fines ramifications arrivent au contact des différents organes et, nous l'avons vu, le passage de l'O s'effectue sur toute l'étendue de ces conduits, mais d'une façon particulièrement intense au niveau des trachéoles.

Chez la plupart des autres animaux, au contraire, l'O ambiant passe dans l'organisme au niveau de régions très localisées (poumons, branchies); là, le liquide coelomique ou sanguin vient chercher ce corps pour le véhiculer dans tout l'organisme. Ce transport de l'O s'effectue de la façon suivante : le liquide coelomique renferme un albuminoïde coloré, avec atomes métalliques, appelé albuminoïde respiratoire (hémoglobine, hémérythrine, hémocyanine, chlorocruorine); au niveau des organes respiratoires, ce corps forme avec l'O une combinaison instable qui, au contact des tissus, se dissocie et cède à ces derniers son O.

On pourrait croire que, chez les Insectes, le liquide coelomique ne joue aucun rôle dans le transport de l'O; on n'a pu, en effet, mettre en évidence dans ce liquide la présence d'albuminoïdes respiratoires (seules, à ma connaissance, les larves de *Musca* et de certains *Cheironomus* font exception : leur sang renferme une quantité plus ou moins grande d'hémoglobine dissoute dans le plasma sanguin); aussi la grande majorité des auteurs pense-t-elle que, chez les Insectes, l'O est distribué directement aux tissus par les tubes aérifères, avec lesquels ils sont précisément en contact si intime; telle est l'opinion de R. HERTWIG (1903), par exemple (1).

Je pense que l'examen, après injection d'indigo blanc, du liquide coelomique d'Insectes dépourvus d'albuminoïde respiratoire fournit de fortes raisons de supposer que le sang de ces animaux joue un rôle dans le transport de l'O :

Le sang du *Carausius morosus* renferme deux catégories de globules : les uns, hyalins, à cytoplasme très finement granuleux; les autres à cytoplasme bourré de sphérules vert pré, très réfringentes; parmi ceux de la première catégorie, il en est qui sont de petite taille (9-10 μ de diamètre), ont un gros noyau (7-8 μ) et un cytoplasme peu abondant (Pl. III, fig. 11, A); d'autres, de plus grande taille (15 à 20 μ de diamètre), possèdent un intense pouvoir phagocytaire (fig. 11, A'). Les globules de la seconde catégorie sont de grande taille également (20 μ de diamètre environ); les sphérules qu'ils renferment sont constituées par un grain sphérique de 1 à 2 μ de diamètre, renfermé dans une vacuole plus transparente, à diamètre légèrement supérieur à celui du grain (v. Pl. III, fig. 11, B) [cet aspect rappelle celui qu'a observé HOLLANDE (1909) dans le sang des

(1) PALMÉN (1877), cependant, croit que l'air qui passe à travers la paroi des trachées est fixé par le sang, et que celui-ci cède ensuite l'O aux différents organes.

Coléoptères]; les grains inclus dans les sphérules correspondent aux éléments que ZOTTA (1921) a décrits chez le *Carausius* sous le nom de granulations azurophiles; ces éléments à sphérules ne phagocytent que très rarement les substances solides (encre de Chine, grains de carmin) injectés dans le coelome; ils représentent évidemment le stade âgé des amibocytes, le stade jeune étant les globules de la première catégorie; on trouve tous les intermédiaires entre les deux sortes d'éléments; la taille et le nombre des sphérules augmentent à mesure que l'activité phagocytaire du globule diminue. Enfin, on trouve des globules à noyau vésiculeux, à cytoplasme peu abondant, à contours irréguliers, dépourvus de sphérules : ces éléments représentent des leucocytes séniles, qui seront phagocytés par les formes jeunes (on en retrouve effectivement à l'intérieur de celles-ci).

Si l'on examine le sang d'un Phasme *immédiatement* après l'injection d'indigo blanc, on constate que les amibocytes jeunes (dépourvus de sphérules ou possédant au plus une demi-douzaine de ces éléments) renferment dans leur cytoplasme une infinité de très minuscules granulations bleu foncé, si petites et si voisines les unes des autres que l'ensemble du cytoplasme paraît lavé uniformément de bleu; la coloration verte des sphérules ne semble pas modifiée. Les globules adultes conservent l'aspect qu'ils ont chez l'animal normal.

La coloration bleue des éléments jeunes n'est pas due à un phénomène de teinture *post mortem* : le noyau demeure incolore; de plus, si, après l'injection d'indigo réduit, on introduit dans la cavité générale de l'Insecte du carmin en poudre, on observe au bout de deux ou trois jours que certains amibocytes bleuis ont phagocyté des grains de carmin, tout comme le font d'ailleurs quelques globules adultes; de même certains amibocytes indigophiles d'un individu injecté d'indigo blanc depuis plusieurs jours ont englobé des cristaux volumineux (1 à 3 μ) d'indigo bleu qui, à la longue, se sont formés dans le sang au contact de l'air qui a pénétré par le point d'injection (v. Pl. III, fig. 11, C); d'autres ont même phagocyté des globules de plus petite taille qui sont morts après leur coloration par l'indigo.

Le bleuissement ne semble pas dû non plus à une phagocytose très rapide des tout petits grains d'indigo bleu qui, nous le verrons, se forment dans le plasma lors de l'injection : si l'on injecte à un Phasme quelques gouttes d'encre de Chine, les minuscules particules de charbon qui sont en suspension dans le liquide ne sont pas capturées par les globules jeunes immédiatement après l'injection; les corpuscules ne sont absorbés au plus tôt qu'un quart d'heure après l'injection, et encore on ne les retrouve que dans un très petit nombre de globules; de plus ils ne sont pas répartis, comme les granules d'indigo bleu,

dans tout le cytoplasme, mais ne forment que de rares amas à la périphérie de la cellule. Les mêmes résultats s'observent lorsqu'on injecte à un *Carausius* normal de l'indigo blanc préalablement bleui à l'air.

J'ai obtenu un bleuissement rapide des amibocytes jeunes chez les Insectes dont j'ai examiné le sang (*Blatta orientalis* L.), chenilles du Lasiocampide *Macrothylacea rubi* L. (Bombyx de la Ronce). Je ne vois qu'une manière d'expliquer ce bleuissement des globules sanguins jeunes : l'indigo blanc injecté pénètre très rapidement à l'intérieur de cette catégorie d'amibocytes. Remarquons en passant que cette absorption d'une substance dissoute par un amibocyte n'est pas un fait isolé ; on a signalé maintes fois déjà un phénomène analogue chez divers animaux ; CALMETTE (1) a montré que les leucocytes des animaux possèdent le pouvoir d'arrêter et de fixer dans leur cytoplasme des poisons tels que les alcaloïdes ; LOMBARD (2) confirme cette conclusion en ce qui concerne la strychnine et l'atropine. D'après KOBERT (3) et METCHNIKOFF (4), les sels de fer sont absorbés par les phagocytes et ce dernier a observé que le fer est surtout fixé par les leucocytes (et aussi par les cellules de Kupffer du foie et les macrophages de la pulpe splénique). L'iode injecté sous forme de solution iodo-iodurée est absorbé également par les leucocytes [M. LABBÉ et LORTAT-JACOB (5)] ; il en est de même des sels solubles d'argent [(SAMOÏLOFF (6)) et de mercure [STASSANO (7)]].

L'indigo blanc qui a pénétré dans l'élément sanguin de l'Insecte est oxydé exactement de la même façon que celui qui pénètre dans les globules à hémoglobine des Vertébrés, et je suis très porté à admettre que les amibocytes jeunes des Insectes jouent un rôle analogue à celui qui est dévolu aux hématies.

Le plasma sanguin des Insectes doit lui-même jouer un rôle dans le transport de l'O : quelques secondes après l'injection d'indigo blanc, il présente une légère coloration bleue due à la présence de minuscules granulations d'indigo bleu, si petites qu'il m'a été impos-

(1) CALMETTE. *C. R. Soc. de Biol.*, cinquantenaire 1899, p. 202.

(2) LOMBARD (J. A.). *Th. Méd. Paris*, 1900-1901.

(3) KOBERT. *Arbeit. pharmakol. Inst. Dorpat*, VII-X, 1893 et 1894.

(4) METCHNIKOFF (E.). *Ann. Inst. Pasteur*, VIII, 1894, p. 706.

(5) LABBÉ (M.) et LORTAT-JACOB (L.). *C. R. Soc. de Biol.*, LIV, 1902, p. 830.

(6) SAMOÏLOFF (A.). *Lubarsk u. Ostertags Ergeb. allg. Pathol.*, 1899.

(7) STASSANO H.). *C. R. Ac. Sc.*, CXXXVII, 1898, p. 680 ; CXXXIX, 1899, p. 610 ; CXLIII, 1901, p. 110.

sible de les analyser au grossissement de 1.200. Sous quelle forme est cet O du plasma ? Est-il à l'état dissous ou combiné ? Je ne pense pas qu'il soit sous forme de simple dissolution dans le plasma, car s'il en était ainsi, le sang de nombreux Insectes (Coléoptères vésicants, certaines chenilles, etc.), qui brunit au contact de l'O non combiné par suite de l'oxydation d'un chromogène incolore, devrait subir cette oxydation lorsque les cellules respiratoires lui cèdent de l'O, et il brunirait dans le corps de l'animal ; on sait qu'il n'en est rien ; il faut donc admettre que l'O existe dans le sang sous la forme d'une combinaison qui ne cède pas au chromogène sanguin l'O nécessaire à la formation du pigment mélanique. Exception faite pour les larves de quelques Diptères, on n'a pas mis en évidence, avons-nous dit, la présence, dans le plasma sanguin des Insectes, d'albuminoïdes respiratoires qui fixeraient cet O cédé par les trachées et trachéoles ; peut-être ces corps, dont la présence est reconnue chez un grand nombre d'Arthropodes (Crustacés et Arachnides), existent-ils en trop faible proportion chez les Insectes pour qu'ils aient pu être décelés par les chimistes ? La faible intensité du bleuissement de l'indigo blanc montre en effet que la quantité d'O plasmatique est peu importante.

Les injections d'indigo blanc semblent donc montrer que chez les Insectes le sang intervient dans le transport de l'O. Remarquons d'ailleurs que si le sang ne jouait pas un tel rôle, on ne voit pas comment certains organes qui, comme l'ovaire des nymphes de *Sphinx ligustri* L., celui de certains Téléphorides (*Rhagonycha fulva* Scop.) et celui des Aptérygotes, sont totalement dépourvus de canaux aérifères ou n'en sont entourés que par un nombre extrêmement réduit [RIEDE (1912)], pourraient se procurer l'O dont ils ont besoin.

Il est, de plus, frappant de remarquer que les seules larves d'Insectes qui ont leur plasma sanguin coloré d'une façon notable par de l'hémoglobine (larves adultes de Chironome) n'ont qu'un nombre excessivement réduit de globules sanguins [PAUSE (1919)] ; au plasma sanguin de ces larves, qui a un grand pouvoir fixateur d'O, serait dévolu le rôle qui, chez les *Carausius*, est rempli par les amibocytes jeunes.

*
* * *

Conclusions. — Chez le Phasmide *Carausius morosus*, les dernières ramifications des *trachées* (tubes chitineux intercellulaires, munis d'un épaississement spiral) se continuent par des *trachéoles* (capillaires chitineux qui pénètrent dans le cytoplasme de cellules étoilées [*cellules trachéolaires*] anastomosées entre elles par l'intermédiaire de leurs pro-

longements de façon à former des membranes syncytiales plus ou moins fenêtrées); ces membranes recouvrent les différents organes, y compris les épithéliums tégumentaire et trachéen; elles présentent diverses différenciations (fibres élastiques ou musculaires, graisse, hémoglobine, glycogène...); après avoir parcouru, en se bifurquant plus ou moins, plusieurs cellules trachéolaires, les trachéoles se terminent librement, sans s'anastomoser avec les capillaires voisins; ces canalicules sont creux sur toute leur longueur et sont remplis de gaz.

L'indigo blanc injecté dans le coelome de ces Insectes est oxydé très rapidement et avec intensité dans les cellules trachéolaires au voisinage immédiat des trachéoles et, d'une façon beaucoup moins active, dans l'épithélium chitinogène des trachées; l'indigo bleu résultant de cette oxydation est fixé sur des sphérules et des granulations cytoplasmiques qui sont sans doute de nature mitochondriale. Des observations analogues ont été faites chez des représentants de divers groupes d'Insectes.

Cette oxydation est due à la présence dans ces cellules de l'O qui passe de la lumière des tubes aérifères dans le milieu interne: elle disparaît en effet presque totalement chez les Phasmes tués par privation d'O; son intensité est atténuée chez les animaux tués ou anesthésiés par certaines substances toxiques (CO_2 , chloroforme), mais ne semble pas modifiée chez des individus tués par des vapeurs de chlopropicrine: la mort occasionnée par ces produits ne se laisse donc pas ramener à un simple phénomène asphyxique.

Les vésicules exsertiles de l'abdomen des Thysanoures ne semblent pas jouer de rôle respiratoire. Le passage de l'O à travers la paroi des sacs trachéens et des trachées inversées que ces sacs renferment n'est pas particulièrement intense chez les Hyménoptères; ces organes ne doivent pas, ainsi qu'on l'a fait, être considérés comme des « poumons ».

Les trachéobranches des larves d'Éphéméroptères doivent absorber l'O dissous dans l'eau ambiante; ce gaz passe ensuite dans les trachées, qui le conduisent dans les différentes régions du corps; l'hématose n'a pas lieu dans les trachéobranches, mais au niveau des trachées et surtout des trachéoles qui recouvrent les différents organes.

Les expansions tégumentaires de la région postérieure du corps de certaines larves de Tipules ne doivent pas jouer un rôle respiratoire; les parois des chambres stigmatiques (= poumons trachéens) de ces larves sont très peu perméables à l'O, mais une hématose active s'effectue au niveau des nombreuses trachéoles qui rayonnent autour de ces chambres.

Les trachéobranches caudales des larves des Odonates zygoptères (Caloptérygides, Lestides, Agrionides) doivent servir à l'absorption de

l'O dissous dans l'eau ambiante ; comme chez les larves d'Éphéméroptères, ce gaz passe dans les tubes aérifères, qui le distribuent au milieu interne ; mais l'hématose ne s'effectue pas à l'intérieur de ces lamelles caudales.

Les trachéobranches caudales peuvent être suppléées dans une certaine mesure par le rectum ; celui-ci joue un rôle respiratoire particulièrement important chez les larves de Caloptérygides, qui possèdent dans l'intestin terminal de véritables trachéobranches ; ces dernières absorbent l'O dissous dans l'eau, mais l'hématose ne s'effectue pas à leur intérieur : l'O absorbé passe dans le système trachéen qui le conduit aux différentes régions du corps.

Les branchies des larves de *Sialis* sont des organes respiratoires. Il doit en être de même des papilles trachéennes du rectum des larves d'Odonates anisoptères (*Aeschnes*, *Gomphus*), papilles qui, comme celles des Caloptérygides, ne sont pas le siège de l'hématose.

Les larves de *Cheironomus* possèdent bien un système aérifère, composé, comme chez les autres Insectes, de trachées et de trachéoles ; contrairement à ce qui a été avancé, ces tubes aérifères jouent bien un rôle respiratoire : leurs parois livrent passage à l'O qui sert à l'hématose.

Le sang des Insectes joue un rôle dans la respiration : certains leucocytes jeunes doivent, au contact des trachées et, surtout, des cellules trachéolaires, fixer de l'O et céder ensuite ce corps aux différents tissus : ces globules sanguins en effet oxydent très rapidement dans leur cytoplasme l'indigo blanc injecté dans le coelome ; le plasma sanguin lui-même, qui oxyde légèrement l'indigo blanc, doit également jouer un certain rôle dans le transport de l'oxygène.

CHAPITRE II

LA RESPIRATION CHEZ LES DIPLOPODES

Les Diplopodes respirent au moyen de tubes aérifères qui s'ouvrent à l'extérieur par des stigmates situés sur les côtés latéraux du corps ; il y a un stigmate à la base de chaque patte (exception faite pour les 1^{er} et 2^e segments des *Proterandria*). Chaque stigmate conduit dans une invagination tégumentaire, la poche trachéenne, du fond de laquelle partent les trachées (tubes à filament spiral).

I. Glomérides

A. STRUCTURE DES TRACHÉES

Le système trachéen des Glomérides a fait l'objet d'un nombre restreint de travaux : BRANDT (1837), VOGES (1878 et 1916) VERHOEFF (1895 et 1915), WERNITZSCH (1910) se sont particulièrement attachés à décrire la structure des stigmates et des poches trachéennes, les rapports de ces dernières avec les organes voisins et la distribution des troncs trachéens à l'intérieur du corps. Le fond de la poche trachéenne est bifurqué, et chaque diverticule se continue par un tronc trachéen qui se ramifie un très grand nombre de fois ; les rameaux sont de plus en plus étroits à mesure qu'on s'écarte du stigmate ; il n'y a pas d'anastomoses entre trachées voisines.

Comme chez les Insectes, d'ailleurs, le filament spiral n'est pas régulièrement enroulé autour du tube chitineux : il peut se bifurquer en certains endroits ; les deux rameaux peuvent poursuivre leur trajet

côte à côte, ou bien se réunir un peu plus loin pour ne former à nouveau qu'un filament, ou bien l'un d'eux peut s'anastomoser avec le tour de spire voisin. J'ai pu constater chez *Glomeris marginata* Villers que, sur les troncs qui sortent de la poche trachéenne, les épaississements chitineux ont un aspect plus compliqué : ils forment à la surface du tube un réseau irrégulier, dans lequel il est impossible de reconnaître une disposition spiralee : cette structure rappelle celle que PORTIER (1911) a décrite sous le nom de tissu spongieux dans le revêtement chitineux des trachées de la larve de Dytique, entre l'ouverture du stigmate et l'appareil d'occlusion. A mesure que l'on s'éloigne de la poche trachéenne, certains épaississements du réseau deviennent plus saillants, et prennent une orientation spiralee ; les épaississements secondaires s'atténuent et se raréfient de plus en plus ; ils ne forment bientôt plus que des dents disposées comme les barreaux d'une échelle, entre deux tours de spire consécutifs (Pl. IV, fig. 15) ; finalement ces dents elles-mêmes disparaissent, et il ne subsiste, comme chez la larve de Dytique, que le fil spiral caractéristique des trachées ordinaires.

L'épithélium trachéen ne diffère pas essentiellement de celui des Insectes ; comme chez ceux-ci, le rapport de l'épaisseur des cellules épithéliales au diamètre du tube chitineux augmente à mesure qu'on s'éloigne du stigmate ; les noyaux sont de plus en plus espacés à mesure que la trachée se rétrécit et, dans les très fines ramifications à épaississement spiralee, le tube chitineux n'est entouré sur une grande longueur que par une seule cellule enroulée en forme de cylindre et sécrétant de la chitine par sa face interne.

Le cytoplasme est bourré de minuscules granulations incolores, dans lesquelles sont disséminées des sphérules soudanophiles analogues à celles des Insectes ; chez *Glomeris marginata*, ces sphérules sont incolores ; elles sont animées parfois d'un mouvement brownien.

B. FONCTION DES TRACHÉES

Chez les *Glomeris* qui ont reçu une injection d'indigo blanc dans la cavité générale, l'épithélium trachéen présente une coloration bleue très élective, déjà visible quelques secondes après l'opération (v. Pl. V, fig. 17) ; l'indigo blanc est oxydé par les petits granules cytoplasmiques et par des sphérules ; l'oxydation n'a pas lieu dans l'épithélium de la poche trachéenne, qui demeure incolore ; mais, autour des deux diverticules qui partent du fond de la poche, les

cellules épithéliales prennent une teinte légèrement bleutée. La poche trachéenne, organe si caractéristique de l'appareil respiratoire des Diplopodes, ne livre donc pas passage à l'O₂ à travers ses parois; cet appareil, grâce à la contraction d'un système compliqué de faisceaux musculaires reliant ses parois aux téguments et à la base des pattes, doit fonctionner à la façon d'une pompe aspirante et foulante et servir à l'introduction des gaz dans les trachées; chez ces animaux, l'épaisseur et la rigidité extrême des téguments ne permet pas l'exécution de mouvements respiratoires analogues à ceux des Insectes; les déformations favorisant le renouvellement de l'air trachéen seraient localisées dans ces régions invaginées des téguments, à paroi souple et facilement déformable.

Comme chez les Insectes, l'intensité du bleuissement de l'épithélium trachéen augmente à mesure que le diamètre des trachées diminue, ce qui montre que le passage de l'oxygène est d'autant plus actif que la paroi du tube chitineux est plus mince. Dans les fines ramifications à filament spiral, les granulations qui ont oxydé l'indigo blanc sont tellement denses que leur ensemble fait paraître l'épithélium bleui d'une façon uniforme. En certains endroits, les grains indigophiles sont plus denses au voisinage du tube chitineux que près de la membrane périphérique; parfois même il n'existe qu'une très faible épaisseur de grains bleus, très serrés les uns contre les autres, au contact immédiat du tube chitineux, le reste de la cellule demeurant incolore; mais souvent granules et sphérules sont dispersés, sans ordre apparent, dans l'épaisseur du cytoplasme. Des préparations sur le frais, dans lesquelles le manchon épithélial est enlevé par dilacération, montrent que l'indigotine est fixée uniquement sur l'épithélium et que la chitine en est exempte.

C. MODE DE TERMINAISON DES TRACHÉES : TRACHÉOLES ET CELLULES TRACHÉOLAIRES

a) *Historique.* — Le mode de terminaison des trachées des Diplopodes n'a pas jusqu'à présent été élucidé. Les quelques rares auteurs qui ont abordé ce problème avouent n'avoir pu apercevoir l'extrémité des derniers rameaux aérifères; seul VERHOEFF (1915) examine la question d'une façon un peu plus approfondie et encore, après avoir consacré plus de 100 pages à l'étude de l'appareil respiratoire des différents groupes et sous-groupes, il ne réserve que quelques

lignes au sujet qui nous occupe : page 486, il note que chez un AscospERMOPHORE, l'*Orthochordeuma germanicum*, il a vu, sans préciser davantage, des trachées se terminer en cœcum dans le tiers postérieur du tronc ; il dit, page 482, que chez les Lysiopétaloïdes, il a eu l'impression que les glandes séricigènes possèdent un réseau de capillaires trachéens formé par des ramifications des trachées anastomosées entre elles ; l'air, dit-il, n'arrive plus à ces capillaires, et ceux-ci sont remplis par un liquide (« Feuchtigkeit ») ; il compare cette disposition à celle qui a été décrite chez les glandes séricigènes des chenilles d'*Ocneria dispar* par WISTINGHAUSEN (1890) et reconnaît que, chez les Lysiopétaloïdes, la disposition diffère nettement de celle que présentent ces chenilles : chez ces Diplopodes, VERHOEFF n'a pas observé la présence de cellules trachéolaires (« Riesenzellen ») rattachées les unes aux autres par le réseau de capillaires trachéens décrit par WISTINGHAUSEN, mais a vu cependant qu'au niveau des bifurcations de ce réseau, la matrice chitinogène s'étale à la façon d'une membrane natatoire. Un tel réseau trachéen, avec élargissements de la matrice aux bifurcations, se verrait également sur la glande à soie d'un AscospERMOPHORE, *Prionosoma bergomatium*. VERHOEFF ne décrit pas la « matrice » de ses réseaux capillaires ; le terme même de matrice, qui sert également dans ce mémoire à désigner le manchon épithélial des gros tubes, laisse croire que les capillaires du réseau sont, pour VERHOEFF, entourés par un épithélium qui est le prolongement de celui des gros troncs ; l'aspect de la figure qu'il en donne (fig. 391) parle bien aussi dans ce sens et rien n'y rappelle le réseau de cellules trachéolaires que nous avons rencontré chez les Insectes. De plus l'auteur laisse entendre qu'un tel réseau n'existerait qu'autour des glandes à soie des Diplopodes ; ces organes, dit-il, sont le siège d'échanges de substances plus actifs qu'en toute autre région du corps et, par suite, doivent être pourvus d'un dispositif leur permettant de recevoir une plus grande quantité d'O₂ ; ce dispositif serait réalisé par l'anastomose des capillaires ; le liquide aéré que ceux-ci renferment serait renouvelé fréquemment grâce aux mouvements actifs de cette région du corps.

b) *Recherches personnelles.* — Je n'ai pas eu l'occasion d'examiner des Lysiopétaloïdes ni d'AscospERMOPHORES ; l'étude que j'ai pu faire chez les *Glomeris* m'a montré que le mode de terminaison des canaux aérifères s'effectue d'une façon différente de celle qu'indique VERHOEFF.

A un certain moment, l'épaississement spiral des derniers rameaux trachéens disparaît brusquement (Pl. V, fig. 17) et, comme chez les Insectes, le conduit chitineux se continue par un capillaire de 1 μ ,5 à 2 μ de diamètre, à parois excessivement minces, ayant tous les

caractères d'une trachéole d'Insecte : ce tube pénètre dans le cytoplasme d'une cellule étoilée très mince, dont les bras s'anastomosent avec ceux d'autres cellules multipolaires renfermant, elles aussi, des trachéoles dans leur cytoplasme ; ces éléments, qui sont de véritables cellules trachéolaires, tout à fait comparables à celles des Insectes, constituent ainsi une lame syncytiale largement fenêtrée. Une même trachéole (Pl. V, fig. 17, *t*) traverse le cytoplasme de plusieurs cellules successives, se bifurquant un certain nombre de fois ; les rameaux peuvent demeurer quelque temps parallèles l'un à l'autre à l'intérieur d'une même bride, pour, en général, se quitter dès qu'ils arrivent dans un carrefour et s'engager chacun dans un ruban cytoplasmique différent. Les noyaux des cellules trachéolaires sont généralement logés dans les carrefours ; ce sont des éléments de grandes dimensions, ovales, aplatis, munis d'un gros nucléole ; même sur des préparations colorées à refus par le carmin boracique, je n'ai pu mettre en évidence, entre deux cellules trachéolaires successives, un épithélium à petits noyaux analogues à celui dont parle HOLMGREN chez les Insectes ; les brides cytoplasmiques qui relient deux corps cellulaires sont exemptes de noyaux ; dans le cas exceptionnel où elles en possèdent, ces éléments sont identiques à ceux des corps cellulaires ; comme chez les Insectes, les trachéoles sont donc logées uniquement au sein de cellules étoilées. Les trachéoles peuvent se bifurquer plusieurs fois le long de leur parcours ; leur diamètre diminue graduellement mais très lentement à mesure qu'elles s'éloignent de la trachée. Certaines brides cytoplasmiques sont dépourvues de trachéoles.

J'ai pu m'assurer sur des animaux qui viennent d'être tués que les trachéoles sont remplies par de l'air, et non par un liquide, comme l'affirme VERHOEFF ; si l'on soulève la lamelle au moyen de cales, le gaz ne reflue que très lentement vers les trachées et la trachéole vide a alors la même réfringence que le cytoplasme ; ce sont de tels canaux privés de gaz que VERHOEFF a dû croire être normalement remplis de liquide.

Le réticulum formé par les cellules trachéolaires s'étend à la surface de tous les organes que j'ai examinés : tube digestif, tubes de Malpighi, système nerveux, glandes génitales, à la manière d'un filet qui recouvre un ballon (1) ; les trachéoles demeurent à l'intérieur du

(1) Ce sont des cellules trachéolaires qui constituent l'« enveloppe conjonctive » décrite pour la première fois par VERHOEFF (1915) autour des tubes de Malpighi des Diplopodes ; cet auteur reconnaît que cette enveloppe est rattachée en certains endroits au corps adipeux et aux trachées voisines, mais ne signale pas la présence de ramifications trachéennes à l'intérieur de cette « bindegewebige Hülle (Peritoneum) ».

cytoplasme de ce réseau, et je ne les ai jamais vues pénétrer dans les cellules des organes. La forme et les dimensions des cellules trachéolaires varient suivant les organes ; à la surface de la région moyenne du tube digestif, ces éléments ont un corps cellulaire peu étendu ; des prolongements longs et grêles limitent de grandes fenêtres irrégulières ; le noyau, situé en général dans les carrefours, peut parfois être logé dans un bras.

Au voisinage des trachéoles, le cytoplasme présente de très fines granulations, qui sont de moins en moins nombreuses à mesure qu'on s'éloigne du capillaire ; ces granulations ne sont pas visibles dans les brides dépourvues de trachéoles, et le cytoplasme est alors hyalin ; dans cette gaine granuleuse pérित्रachéolaire sont dispersées de très rares sphérules réfringentes soudanophiles. Le mode de terminaison des trachéoles sera précisé chez les animaux injectés d'indigo blanc.

D. FONCTION DES TRACHÉOLES

a) *Pouvoir oxydant des cellules trachéolaires.* — Après injection d'indigo réduit, granules et sphérules prennent immédiatement une teinte bleu foncé beaucoup plus vive que celle de l'épithélium trachéen (fig. 17). Parfois l'indigo bleu existe en telle abondance le long des trachéoles que celles-ci, en certaines régions, sont complètement masquées ; certains tronçons du capillaire seuls sont visibles aux endroits où la couche de granules est peu dense, ce qui arrive notamment lorsque la trachéole suit le bord d'une bride cytoplasmique. La zone à indigo est d'abord étroite à l'origine de la trachéole, mais sa largeur augmente très rapidement et atteint sa valeur maximum lorsque le tube a parcouru une vingtaine de μ ; cette largeur se maintient à peu près constante sur une distance de 100 à 200 μ , puis diminue lentement à mesure qu'on s'éloigne de la trachée (en certains endroits, on observe cependant des rétrécissements de la gaine, séparant des zones plus larges) ; finalement, la gaine bleue n'est plus formée que par une mince assise de granules en contact avec le canalicule. Le maximum de coloration s'observe dans la région initiale du capillaire et s'atténue lorsqu'on s'éloigne de la trachée. En somme, on observe des images tout à fait semblables à celle qu'on obtient chez les Insectes. Lorsque les trachéoles se ramifient, la gaine bleue qui les entoure se bifurque également ; la paroi étalée du tube digestif présente alors à sa surface de magnifiques arborisations bleu marine qui marquent l'emplacement d'autant de buissons trachéolaires ; les régions basilaires de ces buis-

sons sont réunies entre elles par les manchons épithéliaux bleu pâle qui entourent les trachées. Lorsque l'injection est peu abondante, la partie proximale de la trachéole présente seule une coloration bien visible ; donc, comme chez les Insectes, le pouvoir oxydant des cellules trachéolaires est maximum dans la région initiale des trachéoles.

L'étude des cellules trachéolaires après injection d'indigo blanc permet de se rendre compte que les trachéoles ne sont pas anastomosées entre elles ; leur lumière, de plus en plus étroite, devient finalement à peine perceptible, et le tube se termine en un cul-de-sac bien mis en évidence par la mince assise de granulations bleues qui l'entoure. Nous n'avons donc pas affaire à un réseau aérifère dans le sens que lui donne VERHOEFF ; quant à la « matrice » des capillaires trachéens dont parle celui-ci, nous pouvons désormais l'homologuer au syncytium formé par les cellules trachéolaires ; les expansions membraneuses observées aux bifurcations par cet auteur sont évidemment les parties élargies que présentent les bras cytoplasmiques des cellules étoilées aux endroits où ils partent des carrefours nucléés.

b) *Ce pouvoir oxydant est dû au phénomène respiratoire.* — Comme chez les Insectes, l'oxydation de l'indigo blanc dans les cellules trachéolaires et dans l'épithélium trachéen doit être due au passage de l'O à travers la paroi des tubes aérifères ; l'expérience suivante semble bien le montrer : un *Glomeris* placé dans un tube de CO² est paralysé au bout de quelques instants ; injecté d'indigo blanc après avoir séjourné pendant 6 h. dans ce milieu, l'animal ne présente qu'un bleuissement très faible de l'épithélium trachéen et des cellules trachéolaires.

II. Polydesmides

A. STRUCTURE ET FONCTION DES TRACHÉES

Chaque stigmate conduit dans une poche trachéenne, bien décrite par EFFENBERGER (1907, 1909), VERHOEFF (1915), VOGES (1916) et du fond de laquelle partent des trachées groupées en faisceaux parallèles ; le trajet de ces derniers a été suivi par EFFENBERGER chez *Polydesmus complanatus* L. : après avoir parcouru une certaine distance, ces faisceaux se bifurquent plusieurs fois, et, finalement, les trachées sont isolées les unes des autres. Ces tubes ne se ramifient que très rarement et le même canal peut parcourir des distances parfois considérables ;

les trachées issues des 4^e et 5^e segments arrivent jusque dans la région céphalique.

Chez *Polydesmus complanatus*, seule espèce étudiée, le filament spiral des tubes trachéens s'atténue dans les canaux de faible calibre et devient finalement imperceptible ; l'épithélium a un cytoplasme finement granuleux, dans lequel sont dispersées quelques sphérules réfringentes ; l'épaisseur relative du manchon chitinogène augmente à mesure que le diamètre de la tunique chitineuse diminue.

Après injection d'indigo blanc, granulations cytoplasmiques et sphérules se colorent en bleu d'autant plus foncé qu'on s'éloigne des stigmates ; l'épithélium des poches trachéennes demeure incolore. Les cellules épithéliales du système trachéen possèdent donc un pouvoir oxydant d'autant plus intense que la tunique chitineuse est plus mince.

B. STRUCTURE ET FONCTION DES TRACHÉOLES

Aucun auteur n'a étudié le mode de terminaison des trachées chez les Polydesmides ; VERHOEFF (1915) dit qu'il lui a été impossible d'observer un « réseau trachéen » (nous avons vu plus haut ce qu'il entend par ce terme) chez ces Diplopodes. J'ai pu me rendre compte chez *Polydesmus complanatus* que le tube aérifère pénètre à l'intérieur d'une cellule étoilée lorsque son diamètre atteint de 1,5 à 2 μ ; le filament spiral étant invisible sur les trachées de ce calibre, on ne se rend compte du passage de la trachée à la trachéole qu'en observant cette pénétration du capillaire dans une cellule étoilée.

Celle-ci est bien mise en évidence si l'on a injecté préalablement à l'animal de l'indigo réduit : les fines granulations dont le cytoplasme de la cellule est bourré dans le voisinage de la trachéole et les rares sphérules disséminées dans ces corpuscules sont colorées en bleu marine intense contrastant avec le bleu plus pâle de l'épithélium trachéen. Comme chez les *Glomeris*, les cellules étoilées sont anastomosées et forment un réseau syncytial ; celui-ci est bien visible à la surface des tubes de Malpighi, où il correspond à « l'enveloppe conjonctive » signalée par VERHOEFF ; j'en représente une partie Pl. III, fig. 10 ; les trachéoles, qui n'ont qu'un μ à peine de diamètre, s'étendent sur des longueurs considérables, et ne se ramifient pas ; étant donné leur longueur, il est difficile, sur une même préparation, d'en suivre plusieurs sur tout leur parcours, aussi n'ai-je pu observer leur mode de terminaison ; il y a tout lieu de croire que, comme chez les Glomérides, leur extrémité est libre.

J'ai observé également un tel réseau à la surface de la partie moyenne du tube digestif; il diffère du précédent par une largeur moins grande des tractus cytoplasmiques. Les trachéoles sont donc ici encore le siège d'un passage actif d'O.

Le système respiratoire des Polydesmides diffère de celui des Glomérides par l'absence de ramifications des tubes aérifères; il en résulte que le nombre des trachéoles est très réduit (il est égal à celui des trachées qui partent, en nombre assez restreint, des poches trachéennes); néanmoins la surface totale de contact de l'air avec les tissus demeure très grande par suite de l'extraordinaire longueur des trachées et des trachéoles; de plus, le passage de l'O est facilité par la grande minceur des parois des trachées et, en fait, l'épithélium de ces tubes se colore par l'indigo bleu avec plus d'intensité que celui des trachées des Glomérides ayant même calibre.

III. Iulides

A. STRUCTURE ET FONCTION DES TRACHÉES

Les Iules possèdent, comme l'ont montré VOGES (1878), ZIEGLER (1907) et KRUG (1907) deux sortes de trachées : de la poche trachéenne située à la base de chacune des pattes antérieures d'un anneau partent deux faisceaux de trachées très fines (2 à 5 μ de diamètre à leur point d'origine); la tunique chitineuse de ces tubes n'est pas, comme l'ont cru les auteurs, dépourvue de filament spiral, mais ce filament est très large et peu saillant, et donne au tube un aspect moniliforme; ces trachées ne se ramifient jamais; leur épithélium chitinogène est très aplati; de la poche trachéenne qui est située à la base des pattes postérieures de l'anneau partent des trachées beaucoup plus grosses que les précédentes [10 à 15 μ de diamètre à leur origine chez *Tachypodoiulus niger* C. Koch (1)]; leur tube chitineux, beaucoup plus épais que celui des précédentes, présente un filament spiral bien net; il est revêtu par un épithélium épais; ces trachées ne se ramifient pas non plus; leur calibre diminue lentement à mesure qu'on s'éloigne du

(1) Espèce déterminée par M. H. W. BROLEMANN qui, depuis plusieurs années, a examiné avec la plus grande amabilité tous les Myriapodes que je lui ait fait parvenir.

stigmate et, lorsqu'il a atteint celui des trachées de la poche antérieure, il devient impossible de distinguer, chez *T. niger* tout au moins, les deux catégories de conduits.

ROSSI (1902) a pensé que les trachées postérieures, à cellules matricielles bien développées, devaient avoir un rôle glandulaire plutôt qu'une fonction respiratoire ; mais KRUG (1907), qui n'a pas observé de produit de sécrétion dans la lumière des tubes, ne partage pas cette manière de voir ; de même ZIEGLER (1907).

Chez des *T. niger* disséqués immédiatement après l'injection d'indigo blanc (1), l'épithélium des deux catégories de trachées, antérieures et postérieures, présente une coloration bleu marine très élective ; l'indigo bleu est fixé sur d'innombrables granulations cytoplasmiques et sur quelques sphérules ; l'épithélium des poches trachéennes antérieures et postérieures demeure incolore. Le passage de l'O s'effectue donc le long des deux sortes de trachées ; les parois des poches trachéennes sont imperméables à ce gaz.

B. TRACHÉOLES

Les trachées, après avoir parcouru des distances parfois considérables (d'après KRUG, celles qui, chez *Iulus mediterraneus*, sont issues des segments V et VI arrivent jusqu'à l'extrémité antérieure de la tête), se terminent par des trachéoles logées à l'intérieur de cellules trachéolaires formant une lame fenêtrée. Comme chez les *Glomeris* et les *Polydesmes*, ces cellules présentent une gaine granuleuse pérित्रachéolaire qui oxyde l'indigo réduit avec une grande intensité, ce qui indique un important passage d'O à travers la paroi de ces capillaires (2).

(1) L'animal réagit en s'enroulant et en expulsant abondamment le liquide quinonique de ses glandes répugnatoires.

(2) L'examen d'un Polyxénide (*Polyxenus lagurus* L. de la forêt de Haye, près de Nancy) qui a reçu une injection intracœlomique d'indigo blanc m'a montré que l'épithélium trachéen oxyde cette substance avec intensité ; étant donné la petite taille de l'animal, je n'ai pu obtenir de préparations à l'état frais mettant en évidence les cellules trachéolaires.

IV. Sur la prétendue respiration rectale des Diplopodes

L'intestin terminal des Diplopodes jouerait, d'après CAUSARD (1903), un rôle respiratoire. Il est constitué, chez les Glomérides, les Polydesmides et les Iulides par une poche à parois minces; chez les Polydesmides, cet appareil se dévagine lors de la défécation et aussi lorsque l'animal est maintenu sous l'eau ou dans l'air humide; chez les Iules, la poche ne se divagine pas sous l'eau, mais CAUSARD l'a vue se retourner quand les animaux sont maintenus dans la mousse humide; chez les *Glomeris*, l'auteur n'a jamais pu observer un tel retournement du rectum. CAUSARD a pu conserver des Polydesmes en vie pendant 8 jours sous l'eau, et il pense que cette survie est due à une respiration rectale: l'air dissous pénétrerait dans l'organisme à travers la paroi mince de la poche rectale dévaginée; les trachées sont peu nombreuses dans cette région chez les Polydesmes, mais les globules sanguins y circulent activement, et l'auteur croit que l'organe fonctionne non pas comme une branchie trachéenne, mais « comme une véritable branchie ».

On peut douter *a priori* que la poche rectale des Diplopodes fonctionne à la façon d'une branchie: son épithélium, mince, à petits noyaux, diffère énormément des cellules épithéliales à cytoplasme abondant, granuleux, à noyau volumineux, des organes branchiaux des Crustacés, qui jouent certainement, nous le verrons, un rôle respiratoire: de plus les Iules et les *Glomeris* peuvent vivre plusieurs jours sous l'eau sans qu'ils dévagent leur poche rectale; enfin chez les Polydesmes (*Polydesmus testaceus* C. Koch) que j'ai examinés sous l'eau, ces évaginations sont trop brèves et se font trop irrégulièrement (quelques secondes toutes les 5 à 15 minutes) pour qu'on puisse attribuer à la poche un rôle respiratoire très actif.

L'examen d'Iules et de Polydesmes injectés d'indigo réduit après avoir vécu dans l'air humide ou dans l'eau permet d'ailleurs de se convaincre que le rectum de ces animaux n'oxyde pas *in vivo* la substance injectée; je ne peux donc affirmer que cet organe joue un rôle respiratoire (les trachées qui entourent la partie terminale du tube digestif bleuissent fortement, ce qui montre que la substance est bien arrivée au contact de la poche rectale). Il est inutile de faire intervenir une respiration rectale pour expliquer la survie des Diplopodes

immergés : nous avons vu que l'on peut conserver des Insectes bien vivants pendant plus de 10 jours sous l'eau ; les Arachnides (*Argas reflexus*) présentent une survie analogue sans qu'il y ait dévagination du rectum ; ces animaux mis sous l'eau utilisent pendant l'immersion l'O emmagasiné dans leurs tubes aérifères. Quant aux mouvements du rectum des Diplopodes, ils se produisent toutes les fois que l'animal est placé dans de mauvaises conditions ; on peut l'observer parfois chez les Polydesmes que l'on empêche de se déplacer en les maintenant entre deux doigts, sans exercer de pression brutale sur les parois du corps.

VERHOEFF (1915) pense que l'air introduit dans le tube digestif avec les aliments peut passer dans le sang à travers la paroi de l'intestin moyen ; je n'ai pas remarqué, chez les animaux injectés d'indigo réduit et disséqués dans l'eau bien purgée d'air, de bleuissement de l'épithélium intestinal.

*
* *

Conclusions. — L'appareil respiratoire des Diplopodes est composé de trachées qui, qu'elles soient ramifiées (Glomérides) ou non (Polydesmides, Iulides), perdent à un certain moment leur épaississement spiralé et deviennent trachéoles ; celles-ci sont logées à l'intérieur du cytoplasme de cellules étoilées, constituant un réseau syncytial qui recouvre les différents organes ; les trachéoles, tout au moins chez les Glomérides, se terminent librement, sans s'anastomoser entre elles.

L'O ne traverse pas la paroi des poches trachéennes, mais passe dans l'organisme le long des trachées et, surtout, des trachéoles. La poche rectale et l'intestin moyen ne fonctionnent pas comme organes respiratoires.

CHAPITRE III

LA RESPIRATION CHEZ LES CHILOPODES

A. STRUCTURE ET FONCTION DES TRACHÉES

Les Chilopodes sont pourvus de trachées ramifiées analogues à celles des Insectes ; on y retrouve le tube chitineux, muni d'un filament spiral très net et recouvert d'un épithélium chitinogène dont le cytoplasme finement granuleux renferme quelques sphérules soudanophiles. Le rapport entre l'épaisseur du manchon épithélial et le diamètre du tube chitineux augmente à mesure qu'on s'éloigne des stigmates.

L'indigo blanc injecté dans le cœlome d'un Chilopode (*Lithobius forficatus* L., *Geophilus* sp.) est oxydé par les granulations cytoplasmiques et les sphérules de la matrice chitinogène ; celle-ci bleuit d'une façon d'autant plus intense que les ramifications trachéennes deviennent plus étroites : les tubes trachéens livrent donc passage à l'O.

B. STRUCTURE

DES TRACHÉOLES ; CELLULES TRACHÉOLAIRES

a) *Historique.* — Le mode de terminaison des trachées chez les Chilopodes ne semble pas être élucidé : HERBST (1892) reconnaît (p. 13) la présence, autour des glandes céphaliques de la Scolopendre, de brides claires, ramifiées, à structure cellulaire, à l'intérieur desquelles courent des canaux analogues à ceux que les auteurs ont considéré précédemment chez les Insectes comme étant les rameaux terminaux des trachées (v. la fig. 31, Pl. V, de cet auteur).

Mais VOGT et YUNG (1894) avouent que, chez les *Lithobius forficatus*, il leur a été impossible de suivre les trachées jusque dans leurs dernières ramifications et ignorent comment ces tubes se terminent; ces auteurs n'ont observé nulle part d'anastomoses entre les trachées; le fil spiral disparaît dans les plus fins rameaux « avec la couche chitinogène riche en noyaux », mais les auteurs ne disent pas quels sont les éléments cellulaires qui entourent le tube chitineux lorsque celui-ci est dépourvu de son épaissement spiral.

DUBOSCQ (1898) fait chez divers Chilopodes (Géophiles, Lithobies, Scolopendres) une étude très approfondie du tissu conjonctif réticulé signalé par HERBST, mais, intentionnellement, n'aborde pas la question de la terminaison des canaux aérifères. DUBOSCQ reconnaît que ce conjonctif tapisse toutes les cavités du corps et constitue la paroi des lacunes; tantôt le tissu réticulé est à mailles pleines: exemple la lame somatique qui, chez les Géophiles, comprend le cœur et le vaisseau ventral; cette lame est composée, d'après cet auteur, de cellules étoilées formées d'une substance fibrillaire très finement granuleuse. Les prolongements de ces cellules s'anastomosent en laissant entre eux une substance hyaline qui obture les vides que limitent ces prolongements; en certains endroits, ces vides ne sont pas obturés complètement et permettent de passer d'un côté de la lame à l'autre. Chez les Lithobies, le tissu réticulé est à mailles vides; le noyau est entouré de substance fibrillaire et de hyaloplasme, mais des lacunes se creusent dans le hyaloplasme, et peuvent envahir la substance fibrillaire et peut-être aussi les noyaux. Ce tissu peut présenter aussi des fibrilles conjonctives, des fibrilles élastiques et peut aussi, parfois, se transformer en totalité en fibrilles musculaires lisses (tunique alvéolaire de la glande venimeuse des Lithobies) ou striées (enveloppe de l'ovaire des Lithobies, des glandes ventrales d'*Himantarium*); la musculature de l'intestin a même origine.

b) *Recherches personnelles.* — Chez *Lithobius forficatus*, le filament spiral des fines ramifications trachéennes disparaît brusquement, ainsi que l'ont vu VOGT et YUNG, à l'endroit où s'arrête l'épithélium trachéen; à cet endroit, le diamètre du tube chitineux se rétrécit en formant, comme chez les Insectes, un tronc de cône auquel fait suite le capillaire trachéolaire. Celui-ci s'engage à l'intérieur d'une cellule étoilée dont les prolongements sont anastomosés aux bras émis par d'autres cellules pluripolaires; l'ensemble de ces cellules forme le tissu réticulé à mailles vides décrit par DUBOSCQ; la même trachée parcourt plusieurs cellules étoilées successives; celles-ci méritent donc bien l'appellation de cellules trachéolaires. La fig. 16, Pl. IV, qui repré-

sente un fragment de lame somatique d'un *Lithobius forficatus*, rend compte de cette disposition. Les noyaux sont en général localisés aux nœuds du réseau. Les trachéoles parcourent le plus souvent la région axiale des bras cytoplasmiques les plus larges, en décrivant de légères sinuosités; lorsqu'elles traversent une région nucléée, elles forment une boucle qui contourne le noyau. Les bras cytoplasmiques les plus larges sont reliés entre eux par de fins tractus cytoplasmiques (fig. 16, *k*) qui se bifurquent (fig. 16, *l*) et s'anastomosent de façon à former, entre les rubans principaux, un réticulum très délicat.

Les noyaux *N* sont entourés par un amas polygonal de très fines granulations cytoplasmiques; des sommets de ce polygone partent des files de granules *f* qui s'anastomosent les unes avec les autres, en formant un réseau dont les mailles deviennent de plus en plus larges à mesure qu'on s'écarte du noyau; des granules semblables forment autour de chaque trachéole une gaine qui est rattachée par de très fins cordons de granules aux amas périnucléaires; dans cette gaine sont disséminées de rares sphérules *o*.

La région marginale des plages nucléées et des prolongements cytoplasmiques qui réunissent ces plages les unes aux autres, est transparente, exempte de granulations, et correspond au hyaloplasme de DUBOSCQ. Les fibres musculaires des cellules trachéolaires qui entourent l'ovaire des Lithobies (DUBOSCQ) sont des formations analogues à celles que nous avons rencontrées autour des tubes de Malpighi des *Carausius*.

Chez les Géophiles, les cellules trachéolaires forment en certains endroits une lame continue, parsemée de noyaux et parcourue par des trachéoles; des amas de granules périnucléaires et pérित्रachéolaires sont réunis par des files de granulations dessinant un délicat réseau; l'ensemble des amas et des tractus de substance granuleuse donne l'apparence de cellules multipolaires anastomosées; en réalité, ce n'est qu'un dessin sur une lame pleine. Parfois la lame conjonctive est percée de lacunes, mais celles-ci sont rares et de petites dimensions.

C. FONCTION DES TRACHÉOLES

Lorsque l'on examine une telle préparation provenant d'un *Lithobius* qui a reçu une injection intracœlomique d'indigo réduit, on constate que les fines granulations cytoplasmiques ont oxydé la substance introduite; celles qui sont au contact immédiat du capillaire ont une coloration bleu marine très foncée; cette teinte pâlit à mesure

qu'on s'écarte de la trachéole; les noyaux demeurent incolores et la teinte des grains périnucléaires ne dépend que de la distance qui les sépare des trachéoles, et non de la situation qu'ils occupent par rapport au noyau. La gaine pérित्रachéolaire est bleuie sur tout le parcours des trachéoles; ceci permet de se rendre compte que les capillaires se terminent en cœcum à l'intérieur du cytoplasme du réseau syncytial.

J'ai fait des observations analogues chez les Géophiles.

DUBOSQ signale la présence dans certaines cellules du réseau conjonctif des *Lithobius* de grains de pigment violet qui se déposent dans les zones granuleuses périnucléaires et dans la substance fibrillaire. J'ai pu me rendre compte que la présence de ces grains n'est pas toujours liée à celle des trachéoles : on peut observer dans une même préparation de tissu réticulé une cinquantaine de cellules pigmentées qui, toutes, sont dépourvues de trachéoles; quand ces éléments sont traversés par un capillaire aëritère, les grains violets n'ont souvent aucun rapport avec ce dernier. Les grains de pigment paraissent être des formations bien distinctes des granulations à indigo : ils sont plus volumineux que ces dernières et, après injection d'indigo blanc, leur coloration violacée ne semble pas modifiée.

Chez des *Lithobius* tués par un séjour prolongé dans le CO_2 , l'épithélium trachéen se colore très légèrement en bleu après injection d'indigo réduit; il en est de même pour la gaine granuleuse qui entoure les trachéoles. Ces cellules ont donc perdu une grande partie de leur pouvoir oxydant.

Conclusions. — L'organe respiratoire des Chilopodes est donc, lui aussi, construit sur le même plan que celui des Insectes; comme chez ces derniers, le passage de l'O dans l'organisme se fait tout le long des trachées et, surtout, au niveau des trachéoles. La mort par intoxication carbonique survient avant que tout l'O des cellules respiratoires soit consommé.

CHAPITRE IV

LA RESPIRATION CHEZ LES ARACHNIDES

I. Acariens

De nombreux Acariens n'ont pas d'appareil respiratoire connu, ou bien celui-ci est rudimentaire et non fonctionnel (Sarcoptides, Hydrachnides, Oribatides, Halacarides) [voir TROUESSART (1916) et HIRST (1921)]. Chez d'autres, cet appareil est représenté, lorsque les individus sont sexués, par des trachées bien développées; les larves, au moins aux premiers stades du développement, sont dépourvues d'appareil trachéen. Je n'ai étudié que des représentants de la seconde catégorie, appartenant au groupe des Ixodidés : l'*Argas reflexus* Fabr. (1) et l'*Argas persicus* Oken (2).

A. STRUCTURE DE L'APPAREIL AÉRIFÈRE

a) *Historique.* — La structure de l'appareil aérifère des Ixodidés a été étudiée récemment par BONNET (1907), NORDENSKIÖLD (1909), ROBINSON et DAVIDSON (1914) (3). BONNET étudie l'appareil stigma-

(1) Cet *A.* provient d'un pigeonnier de la Faculté des Sciences de Nancy; il a été déterminé à l'aide de l'ouvrage de NUTTALL et collabor. : *A monograph of the Ixodoidea, I, Argasinae*, Cambridge, 1908; d'après H. DU BUYSSON (*Misc. Entomol.*, xxvi, 1922, p. 49), le véritable nom de cet *A.* des pigeonniers serait *A. colombae* Hermann; cet auteur prétend que « l'*A. reflexus* Fabr. *verus* » provient des nids d'Hirondelles; je conserve ici le nom d'*A. reflexus*, sous lequel l'animal est le plus connu.

(2) Provenant de l'élevage de M. le Prof. Brumpt.

(3) NORDENSKIÖLD donne la bibliographie antérieure à 1907.

tique et le trajet des trachées, mais n'examine pas le mode de terminaison de ces conduits : il dit, p. 95, que « les cellules trachéennes... paraissent... faire défaut chez les Acariens ». NORDENSKJELD décrit la structure des trachées de l'*Ixodes reduvius* (1) : des tubes chitineux à filament spiral, revêtus d'un manchon épidermique, se ramifient abondamment ; puis chacun se continue par un minuscule conduit cuticulaire, sans épaissement spiralé visible, qui pénétrerait à l'intérieur des cellules de différents tissus (cellules sécrétrices des glandes hypodermiques, cellules nerveuses et substance contractile des muscles du corps) ; cet auteur n'a pu observer de « cellules terminales » analogues à celles qui ont été décrites chez les Arthropodes, et pense que toutes les trachées des Tiques doivent se terminer dans les cellules des organes.

ROBINSON et DAVIDSON disent que, chez l'*Argas persicus*, les trachées présentent, des troncs les plus larges jusqu'aux ultimes ramifications, une structure uniforme : un canal chitineux à filament spiralé est entouré d'une gaine épithéliale.

Aucun de ces auteurs n'a donc observé chez les Acariens de cellules trachéolaires analogues à celles des Monoantennés.

b) *Recherches personnelles.* — Le filament spiral des tubes trachéens des deux *Argas* étudiés peut demeurer très visible jusque dans les plus fines ramifications ; à un certain moment (Pl. VI, fig. 21 A), ce filament s'arrête brusquement, et le conduit se continue, sans modification apparente de son diamètre, par une trachéole qui pénètre dans une cellule étoilée. Mais, dans d'autres conduits, et c'est le cas de beaucoup le plus fréquent, l'épaississement spiral s'atténue à mesure que le diamètre des trachées diminue, et il devient indiscernable dans les fines ramifications trachéennes ; le passage de la trachée à la trachéole n'est plus marqué que par la présence des cellules trachéolaires, qui succèdent à l'épithélium trachéen.

Ici encore, les cellules trachéolaires forment des lames syncytiales creusées de lacunes ; la fig. 21 B de la Pl. VI représente l'aspect d'un fragment d'un tel syncytium prélevé sur les téguments dorsaux d'un *Argas reflexus*. Les noyaux N, allongés ou plus ou moins sphériques, de 4 à 6 μ de diamètre, munis d'un gros nucléole, sont localisés dans des carrefours de brides cytoplasmiques ; ils ne sont pas répartis d'une manière régulière dans le tissu réticulé, et parfois, comme c'est le cas

(1) NORDENSKJELD n'indique pas le nom de l'auteur de cette espèce ; il s'agit vraisemblablement de l'*Ixodes ricinus* L. 1746 = *I. reduvius* Latr. 1804.

dans la région centrale de la figure, des plages assez étendues en sont dépourvues. Les brides qui rayonnent autour des régions nucléées sont réunies entre elles, le long de leur parcours, par des brides secondaires transversales, de sorte que les lacunes sont nombreuses et de faible étendue.

Les trachéoles traversent plusieurs territoires successifs en utilisant en général les bras cytoplasmiques les plus larges ; leur diamètre diminue très lentement à mesure qu'on s'éloigne de la trachée, puis à un certain moment le capillaire se rétrécit rapidement, et il se termine en cœcum ; aucune anastomose entre trachéoles n'a été aperçue. Les trachéoles ne suivent pas toujours un trajet aussi régulier que ceux que représente la fig. 21 : elles peuvent décrire des sinuosités plus ou moins régulières et même se pelotonner plusieurs fois sur elles-mêmes ; très souvent elles se bifurquent dès qu'elles sont entrées dans une cellule trachéolaire et les deux branches cheminent dans le même ruban cytoplasmique en décrivant des boucles variées, en se croisant même, dans la mince membrane de cytoplasme ; puis elles se séparent et s'engagent dans des tractus différents ; je n'ai jamais observé plus d'une bifurcation de la même trachéole. Parfois, comme le cas a été observé déjà chez les Coccinelles, l'extrémité d'une trachée à filament spiral très marqué se continue brusquement par un bouquet de 5 ou 6, quelquefois 10 trachéoles qui demeurent groupées en faisceau à l'intérieur d'un prolongement cytoplasmique, puis qui se dispersent dans le tissu réticulé.

Le cytoplasme du tissu réticulé renferme de nombreuses granulations de très petite taille formant des amas périnucléaires autour desquels rayonnent des traînées qui occupent la région axiale des tractus cytoplasmiques ; ces granulations sont extrêmement denses autour des trachéoles (fig. 21 B) ; les régions dépourvues de ces granules sont hyalines, très transparentes, et il est très difficile d'apercevoir les contours des mailles du réseau, même aux plus forts grossissements.

La présence de telles cellules trachéolaires a été reconnue à la surface de différents organes de l'*Argas reflexus* : tubes de Malpighi, acini des glandes salivaires, système nerveux, glandes génitales, épithélium de certains troncs trachéens ; ces membranes réticulées réunissent aussi les organes entre eux ; j'en ai observé entre le tube digestif et les ganglions nerveux, entre deux tubes de Malpighi voisins, entre des troncs trachéens dans la région des stigmates, etc. Enfin de nombreuses cellules trachéolaires supportent d'énormes néphrocytes à carminate d'ammoniaque, analogues à ceux que BRUNTZ (1904) a décrits chez *Ixodes*, *Hyalomma* et *Trombidium* ; ces cellules excrétrices sont intercalées entre la surface d'un organe (acinus salivaire, épithélium trachéen,

utérus, etc.) et une membrane trachéolaire; d'autres sont dispersées dans la cavité générale et sont logées entre deux de ces membranes; celles-ci sont percées souvent d'énormes lacunes limitées par des tractus cytoplasmiques très grêles, parcourus dans leur région axiale par une trachéole à trajet très sinueux. Enfin j'ai vu des trachéoles pénétrer dans le sarcolemme de muscles dorso-ventraux. Ce fait s'explique si l'on admet — ce qui est fort probable, mais je n'ai pu le vérifier — que les muscles de ces Acariens résultent d'une différenciation de certaines des cellules trachéolaires qui constituent les « membranes conjonctives » fenêtrées (voir p. 30).

Chez l'*Argas persicus*, j'ai retrouvé une structure analogue de l'appareil aérifère (1).

B. FONCTION DES TRACHÉES ET DES TRACHÉOLES

Chez les *Argas reflexus* qui ont reçu une injection intracœlomique d'indigo blanc (2), l'épithélium trachéen se colore en bleu d'autant plus foncé que le diamètre du tube est plus petit; l'indigo bleu est fixé sur les granulations cytoplasmiques et les sphérules. Les granulations des cellules trachéolaires qui sont au voisinage immédiat des trachéoles sont colorées en bleu marine très intense; ces grains sont de moins en moins nombreux et leur coloration de moins en moins

(1) La présence d'un tissu réticulé a été mentionnée par quelques auteurs chez divers Acariens: WINKLER (1888) signale chez les Gamasides un tissu conjonctif interstitiel composé de grosses cellules qui, chez les individus jeunes, sont riches en cytoplasme et ont un noyau central [il s'agit sans doute de néphrocytes]; chez des animaux âgés, le conjonctif est formé uniquement de fibrilles. BONNET (1907) trouve chez les Ixodidés un conjonctif « à l'état de très minces membranes dans les glandes génitales et autour de quelques autres organes ». K. SAMSON (1909) signale chez *Ixodes ricinus* un « tissu conjonctif fibrillaire » mais prétend qu'il est peu développé: « de petits filaments (« Faser ») possédant de petits noyaux s'étendent de place en place entre les organes et la paroi du corps; ...une enveloppe conjonctive recouvre l'oviducte. » Aucun de ces auteurs ne reconnaît les rapports des éléments conjonctifs (qui sont en réalité beaucoup plus répandus qu'ils le croyaient) avec l'appareil aérifère.

(2) L'animal réagit immédiatement en expulsant par les orifices des glandes coxales, situés entre les coxas des 1^{re} et 2^e pattes locomotrices, une goutte de liquide cœlomique; le sang contenant de l'indigo blanc, les deux gouttelettes bleuissent rapidement à l'air. Il s'agit d'un phénomène de saignée réflexe que j'ai signalé antérieurement [REMY (1922)].

foncée à mesure qu'on s'écarte du capillaire; finalement les brides cytoplasmiques éloignées du conduit sont à peine bleutées, ou tout à fait incolores; comme chez les Monoantennés, les noyaux de l'épithélium trachéen et des cellules trachéolaires ne sont pas bleuis.

Chez des *Argas reflexus* asphyxiés après immersion dans l'huile de vaseline (qui pénètre à l'intérieur des plus fines ramifications), puis injectés d'indigo blanc, l'épithélium trachéen et les cellules trachéolaires ne présentent qu'un très léger bleuissement. Il semble donc bien que le pouvoir oxydant que possédaient ces éléments chez les Acariens normaux était dû au passage, dans leur cytoplasme, de l'O respiratoire.

En résumé, la pénétration de l'O ambiant dans l'organisme s'effectue tout le long des trachées, et aussi, d'une façon beaucoup plus intense, au niveau des trachéoles.

C. ROLE DU SANG DANS LES ÉCHANGES RESPIRATOIRES

Chez les Acariens comme chez les Insectes, certains globules sanguins jouent un rôle oxydant vis à vis de l'indigo blanc. J'ai eu l'occasion de montrer précédemment (1922) que le sang de l'*A. reflexus* est composé de deux catégories de leucocytes : les uns, de 10 à 15 μ de diamètre, à cytoplasme très finement granuleux, émettent de nombreux pseudopodes et capturent activement l'encre de Chine des injections physiologiques; les autres, de plus grande taille, ont leur cytoplasme bourré de sphérules, grosses granulations sphériques très réfringentes, renfermant un grain central plus dense; ces éléments ont un rôle phagocytaire très peu marqué ou nul; les globules de la première catégorie correspondent à un stade jeune, les autres à un stade âgé, et l'on trouve tous les intermédiaires entre ces deux sortes d'éléments.

Chez un animal injecté depuis quelques secondes seulement d'indigo réduit, les très fines granulations des globules jeunes, exempts de sphérules ou n'en possédant que quelques-unes, ont pris une teinte bleue très nette; le noyau demeure incolore et la cellule continue à émettre des pseudopodes, donc demeure vivante (il n'est pas tenu compte des résultats observés chez des globules morts, dont le noyau est bleui par l'indigo). Les globules qui renferment de nombreuses sphérules ne présentent aucun bleuissement.

Je pense que ce bleuissement des leucocytes jeunes est dû à la fixation d'O qui provient des trachées et qui est porté par ces globules aux différents tissus.

En outre le plasma sanguin présente, quelques secondes après l'injection, un léger bleuissement dû je pense à la présence d'O dans ce liquide. Cet O est-il simplement dissous dans le plasma, ou bien est-il fixé sur un albuminoïde respiratoire non signalé encore chez les Acariens, mais dont la présence a été reconnue, nous le verrons, chez d'autres Arachnides (Araignées, Scorpions) ?

Résumé. — Les appareils respiratoires des Ixodidés et des Monoan-
tennés sont construits sur le même type et fonctionnent d'une façon
identique.

II. Phalangides

A. STRUCTURE DE L'APPAREIL AÉRIFÈRE

L'appareil aérifère des Phalangides est constitué, comme l'on sait, par deux larges troncs trachéens qui s'ouvrent par une paire de stigmates situés immédiatement en arrière des coxas de la 4^e paire de pattes locomotrices; ces deux troncs se ramifient abondamment, surtout dans la région céphalique; il y aurait parfois, d'après RAY LANKESTER (*Quart. Journ. of micr. Sc.*, 1905), des stigmates supplémentaires « upon the fifth segments of the legs ».

Chez *Phalangium o'ilio* L. (1), on retrouve une structure des trachées tout à fait analogue à celle observée chez les *Argas* : le tube à filament spiral est recouvert d'un épithélium finement granuleux, dans lequel sont disséminées quelques sphérules réfringentes; les noyaux sont très rares dans les fines ramifications et aplatis, parfois mêmes courbés autour du tube chitineux.

Les ultimes rameaux conservent un filament spiral bien visible; celui-ci disparaît brusquement; à cet endroit, le diamètre du conduit se rétrécit très rapidement, formant un tronc de cône plus écrasé encore que chez les espèces étudiées jusqu'à présent, et le canal se continue par une trachéole typique qui peut se ramifier plusieurs fois. Les trachéoles circulent à l'intérieur de cellules trachéolaires étoilées, anastomosées pour former un tissu réticulé à mailles vides; ce tissu recouvre les parois du corps et les différents organes. Sur les parois latérales du corps, il présente un aspect assez régulier (Pl. V, fig. 18) :

(1) Espèce déterminée à l'aide de l'ouvrage de E. SIMON : *Les Arachnides de France*, VII, p. 195, Paris, 1879.

on y reconnaît deux systèmes de brides cytoplasmiques se coupant à angle droit; ces brides limitent ainsi des mailles rectangulaires qui, parfois, peuvent être partagées en deux par des tractus plus grêles; les noyaux sont aux points de bifurcation. Les trachéoles sont en général logées à l'intérieur des brides les plus importantes; ces capillaires se terminent en cœcum. Le cytoplasme des cellules conjonctives renferme de très fines granulations qui forment des amas périnucléaires et des plages particulièrement denses autour des trachéoles; ces granules deviennent de plus en plus rares à mesure qu'on s'écarte des capillaires et disparaissent à peu près totalement dans les tractus dépourvus de ces conduits; là, le cytoplasme est très hyalin, et il est difficile de suivre les contours de ces tractus.

B. FONCTION DES TRACHÉES ET DES TRACHÉOLES

Chez les animaux qui viennent d'être injectés d'indigo réduit, les granulations et les sphérulés de l'épithélium trachéen sont colorées en bleu d'autant plus foncé que les ramifications sont plus fines; dans les derniers rameaux, la teinte devient bleu marine très foncé. Les granulations du tissu réticulé qui sont au contact des trachéoles sont très violemment bleuies également; cette coloration s'atténue à mesure qu'on s'éloigne du capillaire et devient à peine perceptible à une distance de 20 μ de celui-ci. Les trachées et les trachéoles sont donc bien les organes qui distribuent l'O au milieu interne.

Résumé. — Nous retrouvons encore chez l'appareil respiratoire des Phalangides les caractères anatomiques et physiologiques que présente l'appareil aérifère des Monoantennés.

III. Pseudoscorpions

Ces animaux possèdent des trachées très peu ramifiées, partant de deux paires de stigmates abdominaux (il existe en outre des stigmates abdominaux rudimentaires).

Chez des *Chlonius Rayi* L. Koch (1) injectés d'indigo blanc, les

(1) Espèce assez commune en septembre, sous les pierres, dans la forêt de Haye, près de Maréville; mes individus ont été déterminés à l'aide de l'ouvrage de E. SIMON (*op. cit.*).

gros troncs trachéens issus des stigmates antérieurs ont leur épithélium légèrement coloré en bleu ; par contre les cellules épithéliales qui entourent les fines trachées auxquelles ces troncs donnent naissance ont de minuscules granulations cytoplasmiques et des sphérules qui prennent une teinte bleu marine tellement intense qu'en certains endroits le tube à filament spiral est masqué complètement. J'ai observé des cellules conjonctives pluripolaires à la surface de l'ovaire ; des canalicules aérifères sans épaississement spiral visible, entourés d'indigo bleu, étaient situés dans ce conjonctif ; mais, étant donné les faibles dimensions de l'animal, je n'ai pu isoler les cellules pluripolaires de l'ovaire sous-jacent, de sorte que je ne peux affirmer que les tubules sont à l'intérieur même des éléments étoilés, ou qu'il s'agit de fines trachées entourées d'un mince manchon épithélial.

J'ai fait des observations analogues chez un exemplaire de *Chelifera* non déterminé (sans doute *C. cancrivorus* L.), trouvé dans un livre.

Les trachées des Pseudoscorpions possèdent donc une fonction respiratoire.

IV. Aranéides

Je n'ai étudié que des Dipneumones possédant une paire de poumons et des trachées (espèces des genres *Lycosa* et *Amaurobius*) ou seulement une paire de poumons (*Pholcus*) (1).

A. STRUCTURE DES POUMONS

Les travaux de BERTEAUX (1889) et d'AIMÉ SCHNEIDER (1892) nous ont bien fait connaître la structure de ces organes : une fente stigmatique conduit dans une galerie vestibulaire limitée d'un côté par une paroi pleine et de l'autre par une paroi qui présente une succession d'invaginations superposées, se terminant en cul-de-sac ; ces invaginations sont les chambres à air (Pl. V, fig. 19, A) ; chacune de ces chambres est ainsi limitée par deux lames chitineuses *l* qui ne peuvent s'accoler l'une à l'autre grâce à la présence, sur l'une des lames, de tigelles chitineuses *h*, contre l'extrémité desquelles vient s'appuyer la lame opposée. Deux chambres à air successives sont

(1) Ces animaux ont été déterminés par M. L. Fage ; les exemplaires étant disséqués, le nom spécifique n'a pu être donné.

séparées par une chambre vasculaire (fig. 19, *S*) dans laquelle circule du sang; l'air n'est donc séparé du sang que par une mince lame de chitine et par l'épithélium qui revêt celle-ci sur sa face sanguine.

Les deux feuillets épithéliaux *e* sont réunis entre eux, en certains points, par des piliers cytoplasmiques *p* qui traversent la chambre sanguine. LOCY (1886), BÉRIEAUX (1889), A. SCHNEIDER (1892) prétendent que l'épithélium ne forme pas un revêtement continu à la surface du feuillet chitineux, mais qu'en certains endroits le sang est au contact même de ce feuillet; les figures que donne HALLER (1912) font croire que telle est aussi l'opinion de cet auteur. PURCELL (1910) observe cependant que la matrice chitinogène, formée parfois d'une couche très mince de cytoplasme, constitue néanmoins une membrane ininterrompue.

L'étude des poumons d'Araignées injectées d'indigo réduit va nous permettre de préciser certains de ces détails structuraux.

B. FONCTION DES POUMONS

En disséquant une Lycose immédiatement après l'injection de quelques gouttes d'indigo réduit, on voit que tous les feuillets pulmonaires présentent un bleuissement intense de leurs parois; l'examen de coupes montre que cette coloration est localisée dans les cellules épithéliales qui tapissent les cavités sanguines; l'indigo blanc est oxydé par de très fines granulations cytoplasmiques (v. fig. 19, *e*) et par des sphérules *o*. On peut se rendre compte alors que l'assise épithéliale forme bien un revêtement continu à la surface des feuillets chitineux, aussi bien sur ceux qui sont lissés que sur ceux qui portent les tigelles; elle est extrêmement mince en certains endroits (moins d' $1\ \mu$ d'épaisseur), et est alors formée de cytoplasme très hyalin qui serait difficilement visible s'il ne renfermait, de place en place, de petits amas de granulations bleues (fig. 19, *e*). Ailleurs, on rencontre dans son épaisseur un noyau sphérique ou allongé (v. fig. 19) d'assez petite taille ($4\ \mu$ de diamètre); le cytoplasme est alors plus abondant et la membrane cellulaire est soulevée et fait saillie dans la chambre sanguine; ces régions nucléaires d'une même lame sont réunies entre elles par un fin tractus de cytoplasme.

Il peut se faire que la couche épithéliale ait une épaisseur plus considérable, allant jusqu'à 6 ou $8\ \mu$, si bien que les deux assises de la chambre sanguine arrivent à se toucher et que la cavité de celle-ci devient virtuelle. Enfin, en certains endroits, les deux assises épithéliales sont réunies, nous l'avons vu, par des ponts cytoplasmiques *p*

qui traversent la chambre sanguine ; la région basilaire de ces colonnes renferme un ou plusieurs noyaux ; leur cytoplasme n'est pas homogène, comme le prétend HALLER (1912), mais présente de nombreuses tono-fibrilles peu visibles, parallèles à l'axe du trabécule. Parfois l'épaisseur des ponts interépithéliaux peut atteindre plusieurs dizaines de μ ; dans ce cas, ces ponts ne présentent pas de différenciation fibrillaire.

Les granules et sphérules épithéliaux qui oxydent l'indigo blanc sont souvent peu abondants dans les fins tractus cytoplasmiques, mais deviennent très denses lorsque la couche épithéliale a une épaisseur de quelques μ et, en certains endroits, tout le cytoplasme paraît coloré uniformément en bleu ; ailleurs, la coloration a son intensité maximum au pôle aérien de la cellule, tandis que plus loin c'est le pôle sanguin qui est le plus vivement coloré. Les grains indigophiles ne semblent pas particulièrement abondants dans le voisinage des noyaux, et ces derniers demeurent incolores. Les larges anastomoses dépourvues de fibrilles sont bourrées de grains d'indigo bleu, tandis que dans les ponts à structure fibrillaire, ces grains demeurent en général localisés dans la région basilaire ; lorsque la région moyenne en renferme, ils sont peu nombreux et peu vivement colorés.

Lorsque la quantité de réactif injecté est peu abondante, ou lorsque l'Araignée est disséquée peu de temps après l'injection, la substance ne pénètre pas jusqu'au fond des culs-de-sac sanguins, et l'épithélium qui tapisse la région de ces chambres au voisinage de la galerie vestibulaire demeure incolore ; mais, dans les cas favorables, l'épithélium pulmonaire oxyde l'indigo blanc dans toute l'étendue du cul-de-sac.

Je n'ai pas observé de bleuissement des globules sanguins ; un albuminoïde respiratoire (probablement voisin de l'hémocyanine des Mollusques) a été mis en évidence dans le plasma sanguin des Araignées ; c'est lui, sans doute, qui sert au transport de l'O entre les organes respiratoires et les tissus : le plasma sanguin prend une légère teinte bleue quelques instants après l'injection.

C. STRUCTURE ET FONCTION DES TRACHÉES

La structure des trachées des Aranéides ne diffère pas essentiellement, comme l'ont montré MAC LEOD (1880, 1884), SCHIMKEWITCH (1884), LAMY (1902), de celles des Monoantennés ; leur tunique chitineuse présente des régions épaissies, rarement spiralées, le plus souvent réticulées, limitant des zones plus minces (v. Pl. V, fig. 20) ; il existe

souvent des épines qui font saillie dans la lumière du tube; cette cuticule est revêtue par un épithélium *e* à noyaux *n* nombreux, à cytoplasme finement granuleux.

L'ensemble du système trachéen est constitué (LAMY) par deux tubes réunis à leur base par un vestibule s'ouvrant par un stigmate; ces deux conduits se ramifient suivant des modes variés; dans la majorité des Araignées, ils se bifurquent près du vestibule de façon à donner en tout 4 longs tubes grêles qui, parfois, se ramifient d'une façon plus ou moins irrégulière. Chez les Lycoses et les Amaurobies, ces 4 tubes ne se ramifient pas.

D'après LAMY, les tubes trachéens se terminent toujours par des « tendons » (substance conjonctive plus ou moins chitinisée résultant de la coalescence des extrémités tendineuses des différents muscles); l'extrémité du rameau trachéen, dépourvue d'ornements, est attachée à des fibres « tendineuses » qui résistent à l'action de la potasse.

Après injection d'indigo blanc dans la cavité générale d'une Lycose, on constate que les fines granulations cytoplasmiques de l'épithélium trachéen prennent presque immédiatement une vive coloration bleue. De telles injections ont été utilisées déjà par LAMY pour déceler la présence des trachées et en suivre plus facilement le trajet sur les coupes. La coloration de l'épithélium devient de plus en plus vive à mesure qu'on s'éloigne du stigmate et, dans la région terminale du tube, les granulations bleues sont tellement abondantes que la gaine épithéliale paraît uniformément colorée.

Ce système aérifère m'a paru être complètement dépourvu de trachéoles; il m'a été impossible de reconnaître la présence de ramifications trachéolaires à l'intérieur des éléments conjonctifs étoilés qui, comme chez les Monoantennés et les Chélicérés examinés précédemment, entourent les différents organes, notamment les téguments abdominaux [CAUSARD (1896)] et l'épithélium trachéen (SCHIMKEWITCH, MAC LEOD).

Comme LAMY, j'ai pu m'assurer de l'absence totale de trachées chez les *Pholcus*.

Les trachées des Aranéides jouent donc, concurremment avec les poumons, un rôle respiratoire très actif.

Résumé. — L'épithélium pulmonaire des Araignées forme à la surface des feuillets chitineux une membrane continue, et non fenêtrée comme le croient généralement les auteurs; les colonnettes cytoplasmiques interépithéliales présentent une différenciation fibrillaire. Une hématoxe active a lieu dans le poumon.

Les trachées se terminent en cul-de-sac et ne semblent pas se prolonger — chez les Lycoses et les Amaurobies du moins — par des trachéoles intracellulaires. Elles sont le siège d'échanges respiratoires particulièrement actifs dans leur région terminale.

V. Scorpionides

A. STRUCTURE DES POUMONS

Les poumons des Scorpions sont construits sur le même plan que ceux des Araignées et n'en diffèrent que par quelques détails. Les chambres sanguines de *Buthus occitanus* Amor. (1) sont plus spacieuses que chez la Lycose étudiée; par suite, les piliers cytoplasmiques (Pl. VII, fig. 25, p) qui réunissent les deux feuillets épithéliaux sont plus longs et possèdent des tonofibrilles plus nombreuses et mieux marquées; en outre chez ce *Buthus* les cellules épithéliales situées entre les piliers sont plus minces, plus étirées que chez la Lycose. BERTEAUX (1889) a déjà noté des particularités analogues chez l'*Euscorpius flavicaudis*; cet auteur représente (fig. 20, 21, 24) dans des coupes de poumon d'*Euscorpius* et de *Scorpio indicus* des solutions de continuité entre différentes cellules épithéliales, ce qui fait supposer (le texte ne le mentionne pas explicitement) que, pour BERTEAUX, l'épithélium des Scorpions formerait une membrane fenêtrée. J'ai constaté chez *Buthus occitanus* que toutes les cellules épithéliales qui tapissent les chambres sanguines constituent un revêtement continu; ce fait est bien mis en évidence, nous allons le voir, chez les animaux qui ont reçu une injection d'indigo blanc.

B. FONCTION DES POUMONS

Un dixième de cm³ d'indigo blanc étant introduit dans la cavité coelomique d'un *B. occitanus* entre le dernier et l'avant-dernier segment abdominal, la pointe de la canule étant tournée vers l'avant, on constate que, quelques secondes après l'injection des premières gouttes, donc

(1) De nombreux exemplaires de cette espèce et d'*Euscorpius flavicaudis* de Geer m'ont été obligeamment procurés par M. J. R. Denis, préparateur au Laboratoire de Banyuls-sur-Mer.

bien avant la fin de l'opération, les poumons de la dernière paire se colorent progressivement, jusqu'à devenir bleu très foncé; puis, à mesure que le réactif circule, le bleuissement se propage aux autres poumons en commençant par ceux qui sont le plus à l'arrière, pour se terminer à ceux de la 1^{re} paire. La coloration est limitée à la région des feuillets, que l'on voit par transparence; la zone elliptique qui entoure la fente stigmatique et la région semi-lunaire située sur le bord sagittal de l'organe (ces deux zones correspondent à la galerie vestibulaire) conservent l'aspect blanc mat qu'elles avaient avant l'injection.

Immédiatement après l'injection, l'animal est très agité, puis ses mouvements se ralentissent, et il succombe au bout de 30 à 45 minutes; pendant tout le temps qu'il demeure bien portant, les poumons sont les seuls organes qui présentent un bleuissement; les peignes, notamment, conservent leur coloration naturelle. L'examen de coupes transversales de poumons fixés quelques secondes après l'injection montre (Pl. VII, fig. 25) que l'indigo est fixé par de fines granulations cytoplasmiques de l'épithélium *e*, *e'* et par des sphérules *o* de petite taille disséminées entre les granules; l'indigo bleu est peu abondant dans la région basilaire des piliers interépithéliaux *p*, et disparaît totalement en général dans la partie cylindrique de ces piliers. En outre des granules d'indigo bleu encombrant en certains endroits la cavité des chambres sanguines.

Des constatations analogues ont été faites chez *Enscorpius flavicaudis*.

En résumé, les poumons des Araignées et des Scorpions sont bien des organes respiratoires; l'hématose s'effectue au niveau des cellules épithéliales aplaties qui tapissent les chambres sanguines; les ponts qui réunissent les deux feuillets épithéliaux ont surtout un rôle mécanique. Les peignes des Scorpions ne sont pas un siège d'hématose. Les trachées des Acariens, Phalangides, Pseudoscorpions et Araignées sont des organes respiratoires.

Je n'ai pas observé d'oxydation de l'indigo blanc dans aucune catégorie de globules sanguins chez les Araignées et les Scorpions; mais, quelque temps après l'injection, le plasma sanguin extrait par ponction de l'abdomen présente, au moment où il sort, un léger bleuissement dû sans doute

à l'oxydation de l'indigo réduit par l'O fixé sur l'albuminoïde respiratoire (hémocyanine) dissous dans le plasma.

Chez les Scorpions, cette coloration du liquide coelomique est visible à travers les téguments, un quart d'heure après l'injection, dans les sinus sanguins qui entourent les poumons; on voit ensuite le bleuissement gagner le sang qui baigne la cavité des peignes, puis celui qui irrigue les pattes.

CHAPITRE V

LA RESPIRATION CHEZ LES ONYCHOPHORES

A. STRUCTURE DES TRACHÉES

Les Pérípates possèdent, comme l'on sait, des tubes aérifères qui communiquent avec l'atmosphère par l'intermédiaire d'orifices stigmatiques disséminés sur toute la surface du corps ; les stigmates conduisent dans une invagination tégumentaire en forme de bouteille, revêtue de cellules épithéliales cylindriques, pigmentées près de l'orifice seulement.

Chez les *Peripatopsis Balfouri* Sedgwick que j'ai étudiés (1), comme chez les *Peripatus* examinés par BALFOUR (1883) et ZIEGLER (1907), cette poche traverse le derme et se termine au milieu de la couche musculaire sous-jacente. Du fond partent une cinquantaine de tubes chitineux, qui sont d'abord groupés en trois ou quatre faisceaux, puis qui se séparent les uns des autres pour se rendre aux différents organes. A leur point d'origine, ces conduits chitineux ont un diamètre de 2,5 à 4 μ ; leur paroi, très mince, présente une série d'étranglements plus ou moins accentués, limitant des bosses irrégulières, de sorte que le canal a, dans son ensemble, un aspect moniliforme rappelant assez les trachéoles « en collier de perles » décrites par PANTEL (1901) chez certaines larves de Tachinides ; ce qui complète encore cette

(1) De nombreux exemplaires de cette espèce m'ont été obligeamment envoyés vivants du Cap par le regretté L. Peringuey, Directeur du South-african Museum. Je remercie bien vivement M. le Professeur Bouvier, Membre de l'Institut, d'avoir bien voulu me communiquer l'adresse de ce dévoué naturaliste.

ressemblance, c'est l'absence, à la surface des tubes chitineux du *Peripatopsis*, d'un épaissement spiral; au grossissement de 1400, on ne peut discerner à la surface des bosses que des stries transversales très délicates, serrées les unes à côté des autres, bien visibles sur les tubes remplis d'air; la fig. 22 de la Pl. VI donne l'aspect d'un de ces conduits.

Parfois, dans le voisinage d'une section, l'air quitte la région axiale du canal et continue à adhérer aux hernies latérales, qui demeurent opaques et sont ainsi très bien mises en évidence.

En général les tubes ne présentent aucune ramification; ils peuvent parcourir des distances relativement considérables: j'ai pu en suivre, à la surface de l'utérus, des fragments qui atteignaient plusieurs mm. de long. Le tube digestif et l'utérus sont recouverts par un lacis complexe de ces tubes, dans lequel on reconnaît deux orientations principales: certaines trachées, les plus nombreuses, sont enroulées en hélice à tours serrés autour de l'organe; déroulées, ces hélices n'auraient pas une direction rectiligne, mais formeraient des lignes zigzagantes, disposition qui augmente les surfaces d'échanges; d'autres trachées, moins tortueuses que les précédentes, sont parallèles à l'axe des organes.

A mesure que les canaux s'éloignent du stigmate, leur diamètre diminue progressivement, mais très lentement; les constriction et hernies deviennent moins accentuées et lorsque le diamètre du tube atteint 1, 2 μ , la paroi semble cylindrique, dépourvue de nodosités; finalement le canal forme un filament excessivement fin, à trajet ondulé, que je n'ai pu observer que chez des animaux injectés d'indigo blanc. J'ai toujours vu ces capillaires se terminer en pointe fine. Sur des préparations à l'état frais, on voit l'air refluer de ces fins capillaires vers les tubes de plus gros diamètre; ceux-ci se vident eux-mêmes assez rapidement lorsqu'on fixe ces préparations par l'alcool à 70°.

Les trachées présentent parfois, mais très rarement, des bifurcations; le plus souvent les deux rameaux prennent une direction parallèle à celle du tronc principal; j'ai vu, à la surface des glandes à mucus, une trachée présenter deux bifurcations successives et une autre donner naissance à trois rameaux au même point.

La structure des éléments cellulaires qui secrètent les tubes aérifères est demeurée assez obscure. BALFOUR (1883) pense que, chez *Peripatus capensis*, les trachées sont de simples expansions de la poche stigmatique revêtues d'un épithélium à noyaux allongés (que l'auteur ne représente pas dans ses figures). K. C. SCHNEIDER (1902) émet une opinion analogue; ZIEGLER (1907) n'a cependant pu reconnaître la présence de noyaux le long des faisceaux trachéens.

Sur des coupes ou des préparations étalées de divers organes du *Peripatopsis Balfouri*, on voit, de place en place, de gros noyaux allongés, accolés contre les tubes aérifères, mais il m'a été impossible de discerner une gaine cytoplasmique; par contre celle-ci est mise en évidence, comme nous allons le voir, chez des animaux injectés d'indigo réduit.

B. FONCTION DES TRACHÉES

Après avoir introduit 0,2 cm³ d'indigo réduit dans la cavité générale d'un *Peripatopsis*, celui-ci rejette abondamment du mucus, se déplace activement, puis se roule en spirale; ses téguments bleuissent très fortement, surtout ceux de la face dorsale, quelques instants après l'injection, et la mort survient au bout d'une demi-heure environ. L'animal étant disséqué quelques secondes après l'injection, on voit que les trachées sont entourées d'une étroite zone bleu marine; l'examen de l'assise superficielle du tube digestif montre que cette coloration est localisée dans des cellules épithéliales de 1 ou 2 μ d'épaisseur, à noyaux volumineux, ovalaires (Pl. VI, fig. 22, N), accolés contre le canal chitineux; ces noyaux sont rares, et peuvent être distants les uns des autres de plusieurs centaines de μ ; à leur niveau, la membrane épithéliale est soulevée; lorsque la trachée décrit des zigzags, l'épithélium a une tendance à demeurer rectiligne (cas de la figure). A mesure que le diamètre du tube diminue, le manchon épithélial s'amincit et les noyaux s'espacent de plus en plus.

L'indigo bleu est fixé sur de très fines granulations cytoplasmiques (fig. 22, g) et sur des sphérules *s* tout à fait semblables à celles qui ont été rencontrées chez les Monoantennés et les Chélicérés; en certains endroits, les granules forment des plages bleu pâle, tandis qu'un peu plus loin, le long de la même trachée, ils deviennent tellement abondants qu'ils forment autour du conduit une gaine bleu marine en apparence homogène; ces variations peuvent tenir dans certains cas à une circulation plus ou moins défectueuse du réactif, mais parfois elles sont certainement dues à des différences de composition chimique de l'épithélium: au point de croisement de deux trachées accolées toutes deux contre la paroi du tube digestif, l'épithélium de l'un des conduits peut être bleu marine tirant sur le noir alors que celui de l'autre est à peine bleuté.

Les grains indigophiles ne semblent pas plus denses ni plus vivement colorés autour des noyaux qu'ailleurs; les noyaux demeurent incolores. L'oxydation de l'indigo blanc s'observe, plus ou moins intense, sur toute la longueur des trachées.

Je n'ai pu observer d'une façon précise les rapports des extrémités des tubes aérifères avec les tissus voisins; il m'a été impossible de séparer le moindre tronçon de trachée de son substratum; ces tubes adhèrent intimement à la surface des différents organes (utérus, tube digestif, glandes salivaires, chaîne nerveuse...); ils circulent entre la paroi de l'organe et une membrane péritonéale (« membrane conjonctive ») excessivement mince, à noyaux volumineux (plus gros que ceux de l'épithélium trachéen), à cytoplasme hyalin, creusé de lacunes et traversé par d'innombrables fibrilles ramifiées. K. C. SCHNEIDER a reconnu la présence d'une telle membrane dans le derme et autour des faisceaux musculaires de la paroi du corps des *Peripatus*. Ainsi, sur des préparations à l'état frais, on observe toujours, si minces que soient les membranes étalées, plusieurs épaisseurs de cellules; sur une paroi de tube digestif dépouillée de son épithélium interne, par exemple, on rencontre, superposés, d'abord de très minces faisceaux musculaires longitudinaux et transversaux, puis les innombrables canaux aérifères, puis la membrane péritonéale; il est donc très difficile de se rendre compte si les plus fins canalicules sont toujours entourés par une gaine épithéliale très mince, à noyaux très espacés, ou s'ils pénètrent à l'intérieur des éléments de la membrane péritonéale, qui ressemblent d'une façon étonnante aux cellules trachéolaires étudiées précédemment.

Il est cependant deux faits sur lesquels je voudrais attirer l'attention : 1° le tube chitineux ne présente pas ici de modification brusque de sa structure analogue à celle que l'on observe chez les Insectes, par exemple, lorsqu'on passe de la trachée à la trachéole; 2° chez des animaux injectés, la gaine de granulations bleues ne présente pas l'élargissement rapide et le bleuissement plus intense qui s'observent chez les Monoantennés, les Acariens et les Phalangides lorsque le canal aérifère pénètre dans la cellule trachéolaire, mais elle forme autour du canal un ruban bleu d'épaisseur à peu près constante, comme si l'indigo était encore logé à l'intérieur d'un épithélium. Pour ces raisons, je ne puis affirmer la présence, chez les Péripates, de capillaires aérifères à l'intérieur de cellules trachéolaires identiques à celles qui ont été étudiées antérieurement. Les conduits aérifères des Péripates seraient peut-être de simples invaginations tégumentaires se terminant en cul-de-sac, comparables aux trachées des Lycoses ou à celles de certains Isopodes terrestres (*Porcellio*, *Armadillidium*, etc.). Quoi qu'il en soit, les expériences précédentes montrent que ces organes fonctionnent de la même façon que les trachées et les poumons des Arthropodes : ce sont de véritables organes respiratoires.

C. RESPIRATION TÉGUMENTAIRE

Nous avons remarqué déjà que les téguments du *Peripatopsis* bleussent avec intensité, surtout sur la face dorsale, après injection d'indigo réduit; on voit, sur des coupes transversales, que l'indigo bleu est localisé dans l'épiderme. Celui-ci est constitué par une assise unique de cellules à gros noyau allongé (v. Pl. VI, fig. 23 et 24), recouvertes par une mince cuticule *C*; le cytoplasme renferme de très fines granulations incolores *i*; dans la région externe de la cellule sont disséminés des grains de pigment brun-verdâtre *P* particulièrement abondants dans les éléments de la face dorsale du corps; cette localisation du pigment est surtout bien nette dans les cellules allongées des papilles sensorielles (fig. 24, *P*).

Chez les animaux injectés d'indigo blanc, les fines granulations *i*, normalement incolores, des cellules épidermiques (y compris celles des éléments qui tapissent les poches stigmatiques) oxydent énergiquement la substance introduite et se colorent en bleu très foncé; en certains endroits, l'indigotine est tellement abondante qu'elle semble former, au pôle dermique des cellules épithéliales, une plage bleue continue; le derme sous-jacent (fig. 23, *d*) (1) demeure incolore, de même que les cellules sensorielles bipolaires *s* qui sont situées à l'intérieur des papilles primaires, à la base du poil tactile *p* [organes décrits par DUBOSCQ (1920)].

Il y a tout lieu de croire que ces phénomènes d'oxydation mis en évidence dans l'épiderme des *Peripatopsis* sont dus à l'absorption par ce tissu de l'O atmosphérique. Les Péripates trouvent dans leur habitat (feuilles mortes, souches en décomposition) l'humidité qui favorise cette respiration cutanée.

BOUVIER (1898) a attiré l'attention sur des fossettes à téguments minces que possèdent, du côté interne des pattes, entre l'orifice néphridien et la sole pédieuse, certains Onychophores, notamment les espèces américaines; ces fossettes sont exsertiles et s'évaginent sans

(1) Parfois des granules d'indigo bleu sont déposés dans des lacunes sanguines *L* qui sont entre le derme et l'épiderme et dans l'épaisseur du derme; ces précipités extracellulaires proviennent-ils de l'oxydation de l'indigo blanc en excès au contact du liquide fixateur, ou bien cette oxydation s'effectue-t-elle dans le sang avant la fixation? Je ne suis pas arrivé à élucider ce point.

doute sous la poussée du sang; BOUVIER les considère comme un vestige de la respiration aquatique. Je n'ai pu me procurer d'exemplaires vivants de tels Pérípates mais, étant donné que les cellules épithéliales banales du *Peripatopsis* peuvent absorber l'O du milieu ambiant, il est vraisemblable que ces éléments possèdent, aux endroits où le tégument est aminci, une fonction respiratoire particulièrement intense.

La respiration tégumentaire des Onychophores parle une fois de plus en faveur de l'origine aquatique de ces animaux.

Résumé. — L'O ambiant pénètre dans l'organisme des Onychophores en traversant la paroi des trachées et les téguments.

CONCLUSIONS

COMPARAISON ENTRE LES APPAREILS AÉRIFÈRES

DES DIFFÉRENTS GROUPES D'ARTHROPODES ÉTUDIÉS

a) *Structure*. — Si l'on compare les tubes aérifères (je laisse de côté les poumons des Arachnides) chez les différents groupes étudiés, on reconnaît que ces organes ont, chez presque tous, une structure semblable : ils sont formés de deux parties bien distinctes : une partie intercellulaire (trachée) et une partie intracellulaire (trachéoles).

α) *Trachées*. — La portion trachéenne des tubes est constituée par un tube chitineux revêtu d'un épithélium. L'intima chitineuse peut présenter du côté externe des épaississements locaux qui tantôt constituent un fil spiral assez régulier, tantôt forment des réseaux plus ou moins compliqués. Mais ces différences ne suffisent pas à séparer les groupes les uns des autres, comme l'a cru LEUCKART (1849) : cet auteur pensait que la présence du fil spiral coïncide avec l'arborescence et l'anastomose des trachées, tandis que celle des réseaux est liée à la non ramification et à l'indépendance de ces tubes. On trouve bien, il est vrai, des épaississements réticulés tout le long des trachées non ramifiées de la plupart des Aranéides, mais on les observe aussi dans les trachées ramifiées des Insectes, notamment dans les sacs aériens et les trachées inversées des Hyménoptères (BROCHER, MAC LEOD), dans les gros troncs qui sont au voisinage des stigmates (larves de Dytique, d'après PORTIER) et, chez les Glomérides, dans les grosses trachées, ramifiées elles aussi, qui sont au voisinage de la poche trachéenne. Le filament spiral existe bien dans les trachées ramifiées des Insectes, Glomérides, Acariens, Phalangides, et même (LAMY) dans les trachées arborescentes de certaines Araignées (*Uloborus*) ; mais on le trouve aussi dans les trachées simples des Iules, des Polydesmes et aussi

(BERTKAU) dans les tubes simples de quelques Araignées (*Dysdera*, par exemple).

Quant aux anastomoses entre trachées issues de stigmates différents, elles peuvent manquer chez des espèces pourvues de fil spiral ; c'est le cas, notamment, des Iules et des Polydesmes parmi les Diplopodes, des *Campodea*, des *Machilis* (GRASSI), des Taupes-Grillons [DOHRN (1876)], des Méloës chez les Insectes.

Le tube chitineux peut présenter, du côté de sa lumière, des épines chitineuses qui ne peuvent pas non plus, comme le fait remarquer LAMY, servir à établir une différence essentielle entre les groupes, notamment entre les Aranéides et les Insectes (MAC LEOD) : ces piquants se trouvent bien chez la plupart des Araignées, mais pas chez toutes ; certains tubules des Dysdérides par exemple en sont dépourvus ; de plus on en rencontre chez un nombre considérable d'Insectes : Lampyres [O. LIEBE (1872)], Chrysomèles, Eupodes, *Melanotus*, *Sinota*, etc. [DUJARDIN (1849)], Ver à soie [CORNALIA (1856)], larve d'*Oryctes nasicornis* [MAC LEOD (1880)], Longicornes [DUJARDIN, PORTER (1921)], Luciole [EMERY (1884)], l'Hémiptère *Zaitba* [STOKES (1893)], etc.

Dans tous les groupes, l'épithélium trachéen possède des caractères communs : le rapport entre l'épaisseur des cellules et le diamètre du tube chitineux augmente en général à mesure que le calibre du tube diminue ; les noyaux deviennent plus rares à mesure qu'on s'éloigne du stigmate ; on rencontre les mêmes formations cytoplasmiques (fines granulations et sphérules soudanophiles), qui oxydent très rapidement l'indigo blanc.

β) *Trachéoles*. — L'épaississement spiral des fins tubes trachéens s'atténue (en général très rapidement) pour disparaître complètement : le canal se continue par un capillaire, la trachéole, qui est logée à l'intérieur du cytoplasme de cellules conjonctives formant des membranes syncytiales plus ou moins fenêtrées (cellules trachéolaires). Les trachéoles sont toujours tubulaires jusqu'à leur extrémité ; elles se terminent toujours en cœcum dans le sein de ces cellules, et ne s'anastomosent pas entre elles. Les membranes syncytiales qui les renferment recouvrent les différents organes (y compris certains tronçons des trachées et aussi l'épithélium tégumentaire), formant les « membranes basales », « adventices », « membranes conjonctives », etc. des auteurs. Elles peuvent présenter les mêmes différenciations dans les divers groupes : musculaire (Insectes, Chilopodes, Acariens), fibrillaire (Insectes, Chilopodes). Ces cellules trachéolaires présentent des granulations cytoplasmiques formant des amas peu abondants autour des noyaux ; de ces amas rayonnent des chapelets de granules qui

sont disposés en réseaux et rejoignent des gaines granuleuses très denses entourant les trachéoles sur toute leur longueur; dans ces granules sont dispersées des sphérules soudanophiles; granules et sphérules oxydent très rapidement l'indigo blanc *in vivo*.

Les Aranéides — tout au moins les espèces que j'ai examinées — font exception à la règle : les trachées se terminent en cœcum; les éléments conjonctifs qui, comme chez les autres Trachéates, forment des lames syncytiales entourant les différents organes, y compris les trachées, ne renferment pas de trachéoles. Cette disposition spéciale à ces Araignées peut recevoir une explication : lorsque les deux formes d'organes respiratoires coexistent chez les Araignées vraies, elles se développent concurremment, mais avec balancement entre elles (LAMY); tantôt il y a 4 poumons et pas de trachées (*Hypochilidae*), tantôt il y a d'abondantes ramifications trachéennes et pas de poumons (*Caponiidae*), ou bien il y a des poumons et un système trachéen plus ou moins développé, qui présente parfois de nombreux rameaux, mais qui, le plus souvent, est constitué par 4 longs tubes simples, ou par deux tubes et deux apophyses tendineuses, ou encore par deux apophyses pouvant même disparaître totalement (cas des *Pholcus*); il est vraisemblable de supposer que les trachéoles existent chez les Araignées dépourvues de poumon (*Caponiidae*), ou à poumon peu fonctionnel, puisque les autres Arachnides sans poumons (Acariens, Phalangides) en possèdent; ces organes, et aussi une partie plus ou moins grande des ramifications trachéennes se développeraient à mesure que la fonction respiratoire devient moins importante dans les poumons.

L'appareil trachéen des Périplates semble plus aberrant encore (absence d'épaississement chitineux de l'intima et, autant que j'ai pu en juger, absence de trachéoles à l'intérieur des cellules conjonctives); mais ici encore ne pourrait-on pas invoquer, pour expliquer l'absence (je ne dis pas disparition) des trachéoles, la présence d'une active respiration cutanée ?

Si, laissant de côté toute question de développement embryologique, l'on ne considère que la structure des tubes aérifères, on voit, comme je l'ai déjà fait remarquer précédemment [REMY (1925)], que ces tubes sont construits sur un plan unique chez les Insectes, Diplopodes, Chilopodes, Acariens, Phalangides.

Comment expliquer une telle identité de structure chez des groupes si différents ? Deux solutions sont à envisager :

1° On peut admettre que les idées que nous avons actuellement sur la phylogénie des Arthropodes sont justes : on peut considérer les

quatre grands groupes de Condylropodes [Pycnogonides, Chélicérés (= Mérostomes + Arachnides), Crustacés et Monoantennés (= Symphyles + Chilopodes + Insectes d'une part, Pauropodes + Diplopodes d'autre part)] comme étant quatre souches indépendantes, quatre groupes naturels qui sont irréductibles l'un à l'autre. On ne pourra dire que les Arthropodes à trachées et trachéoles peuvent tenir leur appareil aérifère d'un ancêtre commun, et il faudra conclure que nous sommes en présence d'un des cas de convergence les plus extraordinaires que l'on connaisse.

2° On peut dire que les idées que nous avons sur la phylogénie des Arthropodes sont fausses, et admettre que les animaux qui possèdent trachées et trachéoles dérivent d'un ancêtre commun qui possédait ces organes ; mais alors les relations entre les différents groupes seraient contredites par la comparaison des organes autres que les conduits aérifères.

b) *Fonction.* — Le même parallélisme se retrouve si l'on compare le rôle des trachées et trachéoles dans ces groupes d'Arthropodes : l'appareil fonctionne comme organe respiratoire ; le passage de l'O s'effectue tout le long des trachées (avec d'autant plus d'intensité que le calibre de ces tubes est plus petit) et, surtout, au niveau des trachéoles ; le long de ces dernières, l'hématose est généralement plus intense dans la région proximale, où la paroi chitineuse est encore relativement épaisse, mais où l'O doit se renouveler encore facilement, que dans la partie distale, où la paroi chitineuse est très mince, mais où l'O est très raréfié.

L'intensité du passage de l'O est donc fonction de l'épaisseur de la paroi du tube chitineux et de la pression de l'O à l'intérieur de ce conduit.

CHAPITRE VI

LA RESPIRATION CHEZ LES CRUSTACÉS

I. Isopodes

Chez les Isopodes, l'appareil auquel on attribue une fonction respiratoire est construit sur un plan que l'on retrouve chez toutes les familles; il est constitué par 5 paires d'appendices appartenant aux 5 segments du pléon, d'où leur nom de pléopodes; chaque pléopode est formé de deux lames, un exopodite et un endopodite, articulées sur un sympodite; l'endopodite est recouvert, au moins en partie, par l'exopodite. A l'état de repos, toutes ces lames sont appliquées contre le pléon, et celles d'un même côté se recouvrent plus ou moins les unes les autres.

Cet appareil présente des variations adéquates avec le milieu dans lequel vit l'animal. J'examinerai d'abord les Isopodes menant la vie aquatique, soit qu'ils demeurent constamment dans l'eau (*Aselle*, *Idothée*, *Sphérôme*), soit qu'ils séjournent dans une atmosphère très humide (*Ligie*, *Philoscie*, *Oniscus*); ensuite seront étudiés les Isopodes capables de vivre dans un milieu terrestre moins riche en vapeur d'eau (*Porcellions*, *Armadillidium*, etc.).

1. Isopodes aquatiques

1. *Aselles*

A. STRUCTURE DES PLÉOPODES

Mes expériences ont porté sur *Asellus aquaticus* L. (1). La structure des pléopodes de cette espèce a été longuement étudiée par RACOVITZA (*op. cit.*), KIMUS (1898) et BERNECKER (1909); je rappelle les faits essentiels rapportés par ces auteurs. Les pléopodes 1 et 2 des Aselles des

(1) Il s'agit de l'espèce telle qu'elle a été définie par RACOVITZA (1918-20), et non de l'*Asellus meridianus* Racovitza, espèce qui a été confondue jusqu'en 1919 avec la première. Ces *A. aquaticus* proviennent de Nancy.

deux sexes sont très spécialisés, de taille réduite et (RACOVITZA) « ne peuvent plus exercer aucune de leurs fonctions primitives : la natation et la respiration ». Les pléopodes de la troisième paire recouvrent toutes les lames situées en arrière, d'où leur nom d'opercules ; les exopodites 4 et 5 sont constitués par deux lames épithéliales réunies entre elles par des ponts cytoplasmiques (Pl. VII, fig. 29, *p*) à différenciation fibrillaire et revêtues par une cuticule chitineuse. La cavité ménagée entre les deux épithéliums est maintenue béante grâce à la présence des piliers cytoplasmiques ; elle renferme un tissu conjonctif lâche (fig. 29, *C*) ; le sang arrive par un sinus qui longe le bord interne (sagittal) des lames, circule entre les piliers et les éléments conjonctifs et tombe dans un sinus externe qui le ramène dans le corps. Dans l'opercule, les cellules épithéliales sont plus minces, la couche chitineuse plus épaisse (surtout du côté ventral) que dans les deux autres exopodites ; en outre le tissu conjonctif y est plus compact et le sang doit y circuler moins facilement que dans ces derniers. L'épithélium des exopodites des 4^e et 5^e paires est formé en effet de cellules volumineuses (fig. 29), à noyau énorme, très fortement chromophile ; leur cytoplasme est bourré de fines granulations sphériques très réfringentes disséminées entre des tonofibrilles assez espacées les unes des autres (fig. 29, *I*), normales à la surface externe ; en outre, se superposant aux tonofibrilles précédentes, il existe, immédiatement au contact de la cuticule, de très fines stries perpendiculaires à la cuticule, longues de quelques μ , très serrées les unes contre les autres (fig. 29, *b*) ; ces stries se colorent assez fortement par l'éosine. Ces formations, inaperçues par KIMUS, représentent une bordure en brosse analogue à celle que POISSON (1924) a décrite dans les cellules épidermiques des larves de certains Hémiptères aquatiques (*Gerris*) (1) ; quelques vacuoles sont en outre disséminées dans le cytoplasme. Les endopodites des 3^e, 4^e et 5^e pléopodes ont une structure analogue, dans son ensemble, à celle des exopodites ; les cellules épithéliales sont plus volumineuses encore ; chacune d'elles présente souvent plusieurs piliers anastomotiques ; la couche cuticulaire est excessivement réduite et le tissu conjonctif est localisé dans la région proximale de la lame.

(1) D'après POISSON, cette bordure en brosse jouerait, dans la formation de la couche cuticulaire de ces Insectes, un rôle analogue à celui que A. PRENANT (1924) attribue aux cils des adamantoblastes dans la formation de l'émail de la dent des Mammifères [v. aussi VERNE (1921) et A. PRENANT (1913 et 1914-19)].

B. FONCTION DES PLÉOPODES

KIMUS (1898), s'appuyant sur la structure interne des pléopodes, pense que toutes les lames de ces appendices sont respiratoires; il admet cependant que dans l'opercule l'hématose doit être moins intense que dans les autres lames.

UNWIN (1909) croit que seules les « branchies » (endopodites) jouent un rôle actif dans le phénomène qui nous occupe.

a) *Opercule (Exopodite 3)*. — Après injection d'indigo réduit dans la cavité générale de l'Aselle, les pléopodes 1 et 2 ainsi que l'opercule ne présentent aucun bleuissement; mais lorsque l'opercule est détaché du corps, on observe dans la cavité sanguine de gros cristaux irréguliers d'indigo bleu, identiques à ceux qui se forment *in vitro* lorsque l'on fait bleuir de l'indigo blanc à l'air; ces cristaux sont extracellulaires; leur formation n'est pas due à un phénomène vital, mais à l'introduction d'O dans la préparation. L'opercule ne doit donc jouer aucune fonction respiratoire, mais seulement, comme l'ont supposé DUVERNOY et LEREBoullet (1841) un rôle protecteur (et natatoire).

b) *Exopodites 4 et 5*. — Ces lames présentent une coloration bleue intense le long de leur bord sagittal immédiatement après injection d'indigo blanc à l'animal; le bleuissement s'atténue progressivement à mesure que l'on se dirige vers le bord externe; la région bleue n'est pas localisée à la partie distale de la lame, qui est plus transparente que la zone proximale, et qui, d'après KIMUS, devrait jouer seul un rôle respiratoire: l'indigo blanc est oxydé sur toute la longueur de ces exopodites.

L'examen de coupes montre que l'indigo bleu est fixé sur de fines granulations cytoplasmiques des cellules épithéliales, y compris dans celles qui sont situées dans la région basilaire des piliers (Pl. VII, fig. 29, I); en certains endroits, ce sont les granulations périphériques, localisées dans ou immédiatement sous la région striée sous-cuticulaire, qui sont les plus intensément colorées; ailleurs, les grains bleu foncé sont dans la partie moyenne des cellules ou dans la région des cellules qui est en contact avec le liquide sanguin; les piliers fibrillaires demeurent incolores, ou sont à peine bleutés; les noyaux n'oxydent pas le réactif et, dans leur voisinage, les granules qui oxydent l'indigo ne sont pas plus abondants, ni colorés avec plus d'intensité. Les cellules aplaties, à noyau volumineux, qui entourent

le sinus afférent (fig. 29, à gauche) bleuissent l'indigo blanc dans leur cytoplasme avec autant d'intensité que les énormes éléments voisins. Les cellules épithéliales situées au voisinage du sinus afférent sont légèrement bleutées ou tout à fait incolores. Enfin la bordure en brosse possède une coloration bleue diffuse, plus ou moins intense suivant les régions, indiquant sans doute que la dialyse de l'O s'opère à son niveau.

c) *Endopodites 3, 4 et 5.* — Ces lames manifestent un pouvoir oxydant particulièrement intense au voisinage du sinus afférent; l'indigo bleu est fixé sur des granulations du cytoplasme épithélial qui ont une répartition analogue à celle qui a été signalée dans les exopodites précédents.

Je n'ai pas observé d'oxydation du réactif dans le telson, ni dans le rectum, ni dans les uropodes, qui ont du reste l'aspect de pattes.

Résumé. — Les exopodites 4 et 5 et les endopodites 3, 4 et 5 des Aselles doivent donc être seuls le siège de l'hématose; celle-ci est particulièrement intense dans la région sagittale des lames, où arrive le sang veineux.

2. *Idothées*

Chez les *Idothea balthica* Pallas (= *tricuspidata* Desmarest) (1), les pléopodes des 5 paires sont bien développés et sont protégés par deux opercules qui sont des uropodes lamellaires rabattus vers la partie antérieure du corps. Les exo- et endopodites des 5 paires ne présentent pas de différences de structure très marquées, comme l'a montré KIMUS : on retrouve, comme chez l'Aselle, les deux lames épithéliales recouvertes d'une assise chitineuse mince, et réunies entre elles par des piliers à différenciation fibrillaire; du tissu conjonctif lâche se trouve dans la cavité sanguine.

Chez les animaux injectés d'indigo blanc, on observe presque immédiatement après l'opération un bleuissement intense de l'épithélium qui est au voisinage des lacunes afférentes (qui suivent, ici aussi, le bord sagittal des lames); ce phénomène se produit dans toutes les lames des pléopodes et dans les deux opercules; le bleuissement est

(1) Exemplaires de la région de Luc-sur-Mer, déterminés dans BATE et WESTWOOD : *A history of the british sessile eyed Crustacea*, 1, London, 1868 et dans FR. DAHL : *Die Asseln oder Isopoden Deutschlands*, Jena, 1916

cependant moins violent dans ceux-ci que dans les autres appendices, qui ne présentent entre eux aucune différence appréciable dans l'intensité de leur coloration. Enfin la face inférieure du telson est colorée en bleu pâle.

Chez les *Idothées* toutes les lames des 5 paires de pléopodes et les deux opercules doivent jouer un rôle respiratoire; l'hématose est moins intense dans les opercules que dans les autres lames; le telson fonctionne aussi, mais à un degré moindre, comme organe branchial.

Ce rôle respiratoire des opercules et du telson avait déjà été soupçonné d'ailleurs par DELAGE (1881) en étudiant la circulation sanguine dans la partie postérieure du corps de ces Isopodes.

3. *Sphéromes*

Chez *Sphaeroma rugicauda* Leach (1), les 5 paires de pléopodes sont encore bien développées; les exopodites des 5 paires et les endopodites des deux premières paires ont une structure analogue à celle des lames de l'*Idothée*, mais la cuticule chitineuse est relativement épaisse et porte des soies bien développées dans la région distale; les endopodites des 4^e et 5^e paires ont une structure particulière: l'enveloppe chitineuse est excessivement mince; les deux membranes épithéliales ne demeurent pas parallèles l'une à l'autre, mais présentent des replis épithéliaux imbriqués de la base vers l'extrémité distale de l'organe; chacun de ces replis renferme du tissu conjonctif dans lequel est ménagée une lacune sanguine transversale qui relie la gouttière afférente (sagittale) à la gouttière efférente (externe). Les exopodites 4 et 5 portent à leur extrémité des renflements cylindriques, garnis de phanères coniques, rangées bien régulièrement en séries parallèles (DELAGE).

L'indigo blanc injecté dans le coelome est oxydé dans le cytoplasme des cellules épithéliales de tous les exopodites et endopodites; chez les exopodites 1 à 5 et chez les endopodites 1, 2 et 3, la coloration a son maximum d'intensité dans la région voisine des gouttières afférentes, et s'atténue à mesure qu'on se rapproche des lacunes efférentes; les renflements de la région distale des exopodites 4 et 5 ne présentent aucun bleuissement et ne doivent pas être considérés

(1) Exemplaires provenant d'eaux saumâtres près de Luc-sur-Mer; déterminés à l'aide des ouvrages de FR. DAHL (*op. cit.*) et de BATE et WESTWOOD (*op. cit.*)

comme propres à l'hématose (DELAGE suppose qu'ils ont une fonction sensitive); dans toutes les lames précédentes, l'oxydation de l'indigo blanc est d'ailleurs peu énergique, et ces appendices ne doivent jouer qu'un rôle respiratoire peu actif. Tel n'est pas le cas des endopodites 4 et 5 : les cellules épithéliales voisines de leur gouttière afférente (sagittale) deviennent bleu marine très foncé chez les animaux injectés; de même celles qui sont au niveau des sinus sanguins transversaux; leur coloration, le long de ces derniers, pâlit quand on se rapproche de la gouttière efférente et, autour de celle-ci, l'épithélium est légèrement bleuté. Ces endopodites 4 et 5, qui sont le siège d'une oxydation très énergique, doivent jouer un rôle respiratoire de première importance mais, nous venons de le voir, à eux seuls n'est pas dévolue cette fonction, comme l'ont prétendu autrefois DUVERNOY et LEREBoullet (1840) : une part revient aussi aux autres lames des pléopodes.

Ajoutons enfin que l'épithélium situé au niveau des lacunes sanguines de la face ventrale du telson oxyde très légèrement l'indigo réduit; le telson du Sphérome jouerait donc aussi, comme l'a supposé DELAGE, un certain rôle dans l'hématose.

DELAGE pensait que les poils qui bordent les branchies pourraient bien être, eux aussi, le siège de l'hématose : des injections de bleu soluble arrivent parfois, dit-il, dans leur intérieur, et le plasma sanguin doit par conséquent y pénétrer; mais je n'ai jamais observé, à leur intérieur, de bleuissement de l'indigo blanc et ne peux leur attribuer une fonction respiratoire.

2. Isopodes semi-terrestres

1. *Ligies*

A. STRUCTURE DES PLÉOPODES

Chez *Ligia oceanica* L. (1), les exopodites des 5 paires de pléopodes sont bien représentés; ce sont des lames triangulaires parcourues par un réseau vasculaire important, étudié par DELAGE (1881) et HUET (1883); on y reconnaît des lacunes afférentes qui sont localisées

(1) Exemplaires de Luc-sur-Mer, que M. le Professeur Mercier a eu l'obligeance de m'envoyer vivants à Nancy.

dans la région superficielle de la face ventrale et se ramifient abondamment en donnant naissance à de nombreuses lacunes capillaires; celles-ci communiquent avec un riche réseau de lacunes efférentes qui sont collectées par un tronc efférent principal. Il est intéressant de noter que la cuticule chitineuse qui entoure les exopodites est beaucoup plus mince sur la face ventrale (inférieure) que sur la face dorsale (supérieure) : alors que l'épaisseur de la cuticule dorsale varie, dans la région axiale, de 15 à 30 μ , celle de la cuticule ventrale n'a que de 2 à 4 μ (1); ces observations sont en contradiction avec celles de HUET (1883), qui a certainement fait une erreur d'orientation et prétend (p. 18) que l'enveloppe cuticulaire est plus épaisse à la face inférieure qu'à la face supérieure.

La cuticule inférieure revêt une assise épithéliale très aplatie (quelques μ d'épaisseur); l'épithélium de la face supérieure est formé de cellules beaucoup plus volumineuses, cubiques aux endroits où la cuticule atteint son maximum d'épaisseur; les deux assises épithéliales ont leur cytoplasme traversé par de nombreuses tonofibrilles normales à la cuticule; elles sont reliées entre elles par des ponts cytoplasmiques (Pl. VIII, fig. 32, *p*) à différenciation tonofibrillaire; du côté de la lame épithéliale supérieure, il existe dans l'évasement que forme le pied de la colonnette un ou deux noyaux volumineux; du côté de la lame inférieure, les noyaux épithéliaux se trouvent dans la colonnette, à une certaine distance de la cuticule; ils sont allongés dans le sens de l'axe du pilier; parfois les piliers peuvent se bifurquer plusieurs fois; toujours la membrane des cellules épithéliales qui contribuent à la formation de ces colonnettes est très nette et, dans les régions basilaires, elle sépare nettement ces cellules des autres éléments épithéliaux; lorsque, par suite de rétractions dues à l'action du fixateur, l'épithélium inférieur se détache de sa cuticule, la base des piliers continue à adhérer à la cuticule. La cavité qui s'étend entre les deux assises épithéliales est occupée par du tissu conjonctif lâche, dans lequel sont creusées les lacunes sanguines.

Les endopodites 1 et 2 sont très réduits; les trois suivants (branchies des auteurs) sont des lames vésiculeuses bien développées, dont la structure est tout à fait analogue à celle des trois derniers endopodites de l'Aselle : les deux assises épithéliales (Pl. VIII, fig 33, *E*), formées d'éléments volumineux, à cytoplasme granuleux et à gros noyau très chromatique, sont reliées entre elles par des

(1) Mesures faites chez un animal prêt à muer.

ponts à structure fibrillaire *p* et sont recouvertes par une cuticule très mince ; le sang *y* arrive par une gouttière sagittale, passe entre les piliers et retourne au corps par une gouttière efférente qui longe le bord externe de la lame. Ces endopodites sont presque toujours recouverts par un enduit de corps étrangers (sable, algues, etc.).

B. FONCTION DES PLÉOPODES

a) *Exopodites*. — L'indigo blanc injecté dans le cœur ou dans le sinus ventral d'une Ligie est oxydé intensément quelques secondes après dans les régions qui avoisinent les voies sanguines afférentes des 5 exopodites. Si l'injection est peu abondante, la région qui entoure les voies efférentes demeure incolore ; ceci tient, comme l'on peut s'en assurer en injectant à l'animal quelques gouttes d'une substance liquide neutre, telle que de l'encre de Chine, à ce que le produit introduit s'arrête dans les capillaires ; mais lorsque la quantité de substance injectée est suffisamment abondante, les vaisseaux efférents jaunissent (coloration due à la présence de l'indigo réduit), puis une légère coloration bleue apparaît dans leur région, tandis que le trajet des vaisseaux afférents est marqué par l'apparition dans leur voisinage d'une teinte bleu marine très foncée. Des oxydations très intenses s'effectuent donc au niveau des lacunes qui amènent le sang veineux.

On voit sur des coupes que les cellules conjonctives (Pl. VIII, fig. 32, *q*) qui limitent les lacunes sanguines afférentes présentent un léger bleuissement de leur cytoplasme ; il en est de même des quelques éléments conjonctifs qui séparent ces lacunes de la lame épithéliale inférieure. Les cellules de cette dernière, qui, nous l'avons vu, sont excessivement aplaties, renferment quelques rares granules bleus dans leur cytoplasme (fig. 32, *E*) ; de plus, ces cellules possèdent une disposition remarquable, qui facilite le passage de l'O à travers la couche cuticulaire : la cuticule des exopodites présente, comme chez tous les Arthropodes, une double striation, l'une dans le sens horizontal, due à la superposition d'une série de strates, l'autre dans le sens vertical, due à la présence de fibrilles qui traversent toutes les assises horizontales. N. HOLMGREN (1902) chez la larve de Chironome, VERNE (1921) chez les Crustacés décapodes, POISSON (1924) chez des larves d'Hémiptères homologuent ces fibrilles cuticulaires à des cils ; ceux-ci sont, suivant l'expression de VERNE, comme les tuteurs du processus qui aboutit à la formation de la cuticule ; ils sont englués par le ciment chitineux secrété par les cellules épidermiques et « lui servent de guide ».

Dans les exopodites des pléopodes de Ligies qui viennent de recevoir une injection d'indigo blanc, les très fines fibrilles qui traversent toute l'épaisseur de la cuticule ventrale située en face des vaisseaux afférents superficiels, oxydent très énergiquement l'indigo réduit ; ces formations ressemblent assez aux filaments intracuticulaires qui ont été étudiés par N. HOLMGREN (1902), VERNE (1921) et POISSON (1924) ; ils forment dans l'épaisseur de la cuticule une série de stries bleu marine très foncé, perpendiculaires à la surface de la lame (Pl. VIII, fig. 32, *b*) ; le plus souvent, ces filaments se présentent sous la forme de bâtonnets rectilignes de quelques dixièmes de μ d'épaisseur, de diamètre à peu près constant sur toute leur étendue ; il en est cependant de faiblement arqués ; certains présentent de légères dilatations, une en général dans leur moitié interne et une autre à leur base ; je n'en ai jamais vu dépasser la surface libre de la cuticule. On trouve ces filaments aussi bien en face des colonnes tonofibrillaires qui réunissent les deux lames épithéliales qu'au niveau des cellules épidermiques non différenciées ; je n'ai pas observé de bordure en brosse sous la cuticule des deux faces des exopodites.

L'abondance des bâtonnets bleuis par l'indigo varie suivant le diamètre de la lacune afférente en face de laquelle ils se trouvent ; elle dépend aussi de la distance qui sépare cette lacune de la cuticule : lorsque le « vaisseau » afférent est important et n'est séparé de l'épithélium ventral que par une mince couche de cellules conjonctives, les bâtonnets sont très denses, mais demeurent toujours séparés les uns des autres par des cloisons chitineuses incolores ; leur coloration s'atténue à mesure qu'on s'écarte, à droite et à gauche, de la lacune sanguine ; ils sont très abondants et très violemment colorés aussi au niveau des étroites ramifications afférentes qui sont situées au voisinage immédiat de la cuticule ventrale, dont ils ne sont séparés que par une assise de cellules conjonctives et par la mince couche épithéliale (cas de la partie droite de la fig. 32, Pl. VIII). Ils sont colorés en bleu pâle en face des voies sanguines profondes (voies efférentes) ; ils sont complètement incolores lorsque l'assise chitineuse ventrale s'épaissit (région proximale de l'exopodite) ; ils sont totalement incolores également dans l'épaisse cuticule dorsale ; l'épithélium de cette face dorsale n'oxyde pas non plus l'indigo blanc.

b) *Endopodites*. — Les endopodites 3, 4 et 5 oxydent l'indigo réduit dans le voisinage de la gouttière afférente (bord sagittal) ; cette région prend une teinte bleue beaucoup plus pâle que celle qui s'observe dans les exopodites ; la coloration s'atténue à mesure qu'on se rapproche de la gouttière efférente (bord externe). L'examen des coupes montre

que l'indigotine est fixée sur les très fines granulations cytoplasmiques des cellules épithéliales (Pl. VIII, fig. 33, *I*) ; les noyaux demeurent incolores. Les granulations qui oxydent l'indigo blanc n'appartiennent pas à la catégorie des peroxydases que l'on met en évidence avec la benzidine et l'eau oxygénée : les lames ne se colorent pas par la méthode de Madelung (benzidine) (1).

c) *Base des pattes.* — La région interne des coxas des pattes locomotrices (périopodes) présente, chez les Ligies injectées d'indigo blanc, un bleuissement assez accentué ; l'indigo bleu est fixé dans le cytoplasme des minces cellules épithéliales qui sont situées (Pl. VII, fig. 26, *I*) entre le sternite *E* et l'articulation du coxa avec le segment basilaire de la patte ; à cet endroit, le revêtement chitineux, beaucoup plus mince que dans les régions voisines, livrerait passage à l'O ; l'épithélium des sternites du péréion possède aussi, dans le pôle cuticulaire de ses cellules, des granulations cytoplasmiques (fig. 26, *E*) légèrement bleues par l'indigotine. Là doit s'effectuer une légère hématose du sang contenu dans le sinus abdominal.

d) *Sur la prétendue respiration rectale.* — Le rectum des Ligies est rattaché aux téguments dorsaux et ventraux par de nombreux faisceaux musculaires radiaux dont la contraction a pour effet d'augmenter le volume de cette partie du tube digestif ; en outre des muscles dorso-ventraux embrassent étroitement la paroi et produisent, lorsqu'ils se contractent, un rétrécissement de la lumière de l'intestin terminal ; lorsque l'animal est immergé, une circulation d'eau peut s'effectuer par le jeu de ces muscles à l'intérieur du rectum, comme cela se passe chez les Diplopodes et les larves d'Odonates. Il en est d'ailleurs de même chez un grand nombre d'autres Crustacés (2). LEREBoullet (1848 et 1850) et d'autres auteurs ont voulu voir là un mode de respiration.

Chez des Ligies normales ou immergées dans l'eau depuis quelque temps, on observe bien, après injection d'indigo blanc, un bleuissement des deux régions triangulaires qui sont situées face ventrale, de part et d'autre du plan sagittal, immédiatement en avant des valvules anales ; mais cette coloration est très lente et n'apparaît que plusieurs minutes après l'opération, donc bien après le bleuissement des pléopodes.

(1) D'après M. PRENANT (1924 *a*) seul le contenu hépatique présente chez *Ligia oceanica* la réaction de Madelung.

(2) Par exemple chez les Daphnies, les Limnadies, les Porcellions, les jeunes Écrevisses [LEREBoullet (1848, 1850 et 1852), BEPLER (1909)], les Copépodes, les *Cirripedia suctoría*, les larves Zoé des Décapodes [HARTOG (1880)].

L'examen de coupes montre de plus que la coloration est due à la présence, dans les nombreuses lacunes sanguines qui entourent le rectum, de granulations d'indigo bleu; ces grains sont extracellulaires; nous examinerons plus loin leur signification. La paroi du rectum demeure exempte d'indigotine, de sorte que je ne peux affirmer que ces animaux possèdent une respiration rectale.

C. OXYDATION DE L'INDIGO RÉDUIT.

CHEZ LES LIGIES ASPHYXIÉES OU ANESTHÉSIÉES

a) *Immersion dans l'eau.* — Des Ligies immergées dans un volume restreint d'eau de mer non renouvelée s'intoxiquent rapidement : au début, les lames des pléopodes sont animées de mouvements rythmiques réguliers et rapides (120 environ par minute) (1); une demi-heure après, ces mouvements sont irréguliers; des périodes d'agitation spasmodique sont entrecoupées par des arrêts de plus en plus longs; au bout d'une heure ou deux, suivant la taille des animaux, les Ligies sont complètement immobiles. Chez les animaux injectés à ce moment d'indigo blanc, les pléopodes, les coxas et les sternites bleuissent beaucoup plus tard que chez les Ligies normales (1 à 2 minutes après l'injection, au lieu de quelques secondes); de plus, la coloration est nettement plus pâle que chez ces dernières, même lorsque le réactif est injecté à refus.

Des phénomènes analogues s'observent chez des Ligies injectées d'indigo réduit après immobilisation complète causée par un séjour de deux heures dans un quart de litre d'eau douce non renouvelée (2).

b) *Anesthésie par l'éther.* — L'indigo blanc injecté à des animaux anesthésiés par l'éther sulfurique est oxydé beaucoup moins rapidement

(1) Les exopodites, seuls munis de muscles dans leur région basilaire, jouent un rôle actif; le courant d'eau qu'ils créent entraîne les endopodites.

(2) Les animaux immobilisés après immersion ne sont pas morts, mais seulement paralysés : remis dans une atmosphère très humide, ils reprennent vigueur; la mort par immersion n'a été obtenue que plusieurs heures après la paralysie; HUET (1883) et TAIT (1917) observent beaucoup plus tard la mort des Ligies immergées; ces différences tiennent sans doute à ce que les animaux de mes élevages de Nancy étaient moins résistants que ceux qui viennent d'être capturés dans leur habitat normal.

et avec moins d'intensité que chez des Ligies normales. Si le séjour dans l'atmosphère éthérée a été prolongé jusqu'à ce que l'animal succombe, l'oxydation du réactif est encore moins active mais persiste cependant, ce qui montre que la mort survient bien avant que l'animal ait épuisé l'O que renferment à ce moment ses organes respiratoires.

Résumé : Les 5 exopodites des pléopodes des Ligies sont le siège d'un passage actif d'O, et jouent un rôle prépondérant dans l'hématose; les endopodites sont le siège d'oxydations peu intenses, et concourent peu à l'accomplissement de la fonction respiratoire (1).

Enfin la face interne des coxas des pattes locomotrices et les sternites du péréion jouent un rôle accessoire dans l'hématose. Il n'y a pas, chez la Ligie, de respiration rectale.

2. Oniscus

A. STRUCTURE DES PLÉOPODES

Les 5 pléopodes de l'*Oniscus asellus* L. (2) présentent de grandes analogies avec ceux de la Ligie; leur structure a été étudiée récemment par STOLLER (1899), HEROLD (1913), VERHOEFF (1921).

a) *Exopodites*. — Les exopodites présentent deux régions bien distinctes séparées par un sillon : 1° une région sagittale, recouverte d'une cuticule épaisse sur la face supérieure ou dorsale (Pl. VIII, fig. 36, *k*), excessivement mince sur la face inférieure ou ventrale (fig. 36, *i*); 2° une région externe (« région spéciale » des auteurs) *r*, revêtue sur ses deux faces d'une assise chitineuse très ténue; l'épithélium est formé de cellules cubiques, à gros noyaux, aux endroits où la cuticule est épaisse et de cellules très aplaties dans les autres régions; des piliers à tonofibrilles *p* réunissent les deux lames épithéliales.

(1) HUET était arrivé à des conclusions analogues en remarquant que l'enduit étranger qui recouvre les endopodites rend difficile un échange gazeux régulier et de quelque importance. L'expérience suivante montre bien d'ailleurs que ces lames ne jouent qu'un rôle accessoire dans la respiration : les 6 endopodites 3, 4 et 5 étant enlevés à une Ligie; celle-ci était encore vivante au bout de 42 heures (mais est morte quelques heures après).

(2) Exemplaires des environs de Nancy, déterminés à l'aide du mémoire de J. CARL : *Monographie der schweizerischen Isopoden*, Zürich, 1908.

D'après STOLLER, la cavité des exopodites est séparée en plusieurs chambres par des cloisons parallèles à la surface : dans la région sagittale, il y aurait deux chambres sanguines, une dorsale et une ventrale, séparées par une cloison à deux feuillets ; dans la « région spéciale », les deux feuillets se sépareraient, ménageant entre eux une chambre sanguine, tandis qu'une chambre dorsale et une chambre ventrale, situées entre la précédente et les téguments, contiendraient de l'air. La présence de ces formations a été niée par CARL (*op. cit.*), BEPLER (1909), HEROLD (1913). Sur des coupes d'exopodites mal fixés, j'ai observé des aspects rappelant assez ceux que figure STOLLER ; mais si l'on a soin, avant de prélever les organes, d'injecter dans la cavité générale de l'*Oniscus* du liquide fixateur, qui pénètre dans la cavité des exopodites, les coupes ont un tout autre aspect ; dans toute l'étendue de la lame, la cavité interépithéliale est occupée par du tissu conjonctif (fig. 36, q) dans lequel sont creusées des lacunes sanguines *o* particulièrement abondantes dans la « région spéciale » ; deux lacunes plus importantes courent l'une le long du bord sagittal, l'autre à la limite entre les lobes interne et externe ; la lame ne renferme donc que du sang, il n'y a pas de chambres aérifères.

b) *Endopodites*. — Les endopodites 3, 4 et 5 sont seuls bien développés ; leur structure [v. DUBOSCQ (1898)] est tout à fait analogue à celle des endopodites des Ligies, mais leur surface n'est pas, comme chez ces dernières, recouverte de corps étrangers.

B. FONCTION DES PLÉOPODES

a) *Historique*. — STOLLER (1899) et UNWIN (1909) pensent que chez les *Oniscus* l'hématose doit avoir lieu à l'intérieur des exopodites et aussi (UNWIN) dans les endopodites. BEPLER (1909) montre que les endopodites doivent jouer un rôle respiratoire très important : des *Oniscus* succombent lorsqu'on leur enlève les 6 endopodites, mais peuvent parfois vivre si on leur en laisse un. VERHOEFF (1921), qui reconnaît une fonction respiratoire aux exopodites, pense également que le rôle principal dans l'hématose revient aux endopodites : des *Oniscus* privés de la totalité de leurs exopodites continuent à vivre et ne présentent aucune différence, dans leur comportement, avec des animaux non opérés : les 3 paires d'endopodites suppléent aux exopodites absents.

b) *Exopodites*. — Lorsque l'on injecte dans la cavité générale d'un *Oniscus asellus* quelques gouttes d'indigo blanc, tous les exopo-

dites des pléopodes bleussent quelques secondes après l'opération ; la coloration, pâle dans la région sagittale, est bleu marine dans le lobe externe ; on voit sur les coupes que, dans ce dernier, l'épithélium aplati des faces dorsale et ventrale (Pl. VIII, fig. 36. *r*), est bourré d'indigo bleu ; dans la partie sagittale de la lame, les minces cellules *i* de l'épithélium ventral renferment également de l'indigotine, mais en moins grande abondance que les précédentes, tandis que les gros éléments épithéliaux *m* de la face dorsale demeurent incolores ou ne renferment que quelques grains bleus. En certains endroits, les éléments conjonctifs sont très légèrement bleutés ; enfin des grains d'indigo bleu sont épars dans les lacunes sanguines.

Nous pouvons donc conclure que, dans les exopodites, le passage de l'O s'effectue surtout dans les régions où l'assise chitineuse est très mince (à travers les deux faces de la « région spéciale » et, d'une façon moins intense, à travers la face ventrale du lobe interne).

c) *Endopodites*. — Immédiatement après l'injection d'indigo blanc, les endopodites se colorent en bleu très foncé dans la région de la gouttière afférente (bord sagittal des lames) et en bleu beaucoup plus pâle dans la partie externe ; l'indigo bleu est fixé sur les fines granulations de l'épithélium. Les endopodites des *Oniscus* jouent donc un rôle dans l'hématose. Le bleuissement de ces lames est beaucoup plus intense chez les *Oniscus* que chez les Ligies : ces organes jouent un rôle respiratoire beaucoup plus important chez les premiers que chez les seconds, et je ne suis pas surpris lorsque VERHOEFF annonce qu'il peut conserver en parfaite santé des *Oniscus* respirant uniquement par leurs endopodites.

3. *Philoscies*

Les exopodites et endopodites des pléopodes de *Philoscia muscorum* Scopoli (1) ont une structure analogue à celle qui a été rencontrée chez les *Oniscus*. L'indigo blanc est oxydé avec intensité dans la « région spéciale » des exopodites, la région sagittale de ces lames demeurant bleu pâle ; les endopodites se comportent comme chez les *Oniscus*.

(1) Exemplaires des environs de Nancy, déterminés à l'aide du mémoire de J. CARL (*op. cit.*).

3. Isopodes terrestres

Les Isopodes qui se sont affranchis du milieu aquatique encore davantage que les précédents, au point de pouvoir séjourner dans des milieux très secs (*Porcellio laevis* Latr.), présentent une transformation intéressante de leurs pléopodes : certains exopodites possèdent, comme l'ont montré DUVERNOY et LEREBoullet (1841), von Siebold (1842), des invaginations tégumentaires tubuleuses, ramifiées, remplies d'air ; l'ensemble de ces tubes, que l'on est convenu d'appeler trachées, forme un buisson touffu, opaque, le « corps blanc » des auteurs (1). J'ai étudié la fonction de ces organes chez *Porcellio scaber* Latr., *Porcellio laevis* Latr., *Porcellio lugubris* C. L. Koch, *Armadillidium cinereum* Zenker (= *vulgare* Latr.) *Syspastus brevicornis* Ebner, *Porcellio* (*Tracheoniscus*) *Rathkei* Brandt, *Cylisticus convexus* de Geer (2).

I. Isopodes terrestres à 2 paires de corps blancs :

1. *Porcellio scaber* Latr.

A. STRUCTURE DES PLÉOPODES

Les pléopodes des Porcellions présentent 5 paires d'exopodites et 3 paires d'endopodites bien développés, ceux ci portés par les trois dernières paires d'appendices.

(1) LEYDIG (1878) nie les affirmations des auteurs précédents : les tubes ramifiés que ceux-ci disent être remplis d'air, contiendraient en réalité du sang ; leur paroi serait formée d'une cuticule très pneumatique ; qui renferme dans son épaisseur de petites bulles d'air, d'où son aspect blanc nacré (voir sa fig. 32). Disons immédiatement que les études histologiques des auteurs récents ont confirmé les résultats des deux auteurs français et de v. Siebold ; on peut d'ailleurs montrer facilement que les corps blancs sont bien constitués par des trachées ramifiées, remplies d'air et s'ouvrant à l'extérieur, en plongeant des *Porcellio scaber* vivants dans l'huile colorée par le soudan III : le liquide pénètre par capillarité dans le buisson trachéen et infecte les canalicules ; il ne diffuse pas dans les lacunes sanguines qui entourent les trachées.

(2) Les *Syspastus* proviennent de Corse, et m'ont été obligeamment fournis par M. Hollande, Professeur à la Faculté de Pharmacie de Montpellier ; les *Porcellio lugubris* ont été récoltés à Bar-le Duc par mon collègue E.J. Baudot ; les exemplaires des autres espèces ont été recueillis aux environs de Nancy ; beaucoup d'entre eux m'ont été fournis par mon ami G. Garder, que je suis heureux de remercier bien vivement. Tous ces animaux ont été déterminés à l'aide des travaux de J. CARL (op. cit.), de DAHL (op. cit.) et de BUDDE-LUND : *Crustacea Isopoda terrestria*, Hauniæ, 1885.

a) *Exopodites*. — Chez *P. scaber*, les exopodites des deux premières paires sont seuls munis de trachées (Pl. VIII, fig. 34, B, b). La structure de ces lames a été décrite par STOLLER (1899) et BEPLER (1909) : deux assises de cellules épithéliales, réunies entre elles, dans les régions marginales, par des piliers à tonofibrilles (pris par certains auteurs pour des muscles), sont recouvertes par une cuticule chitineuse, qui est plus épaisse en général du côté ventral que du côté dorsal ; la région basilaire renferme les trachées, constituées par une très mince assise chitineuse (Pl. VIII, fig. 35, C) recouverte de cellules épithéliales très aplaties *e*, plus épaisses au niveau des noyaux (1) ; entre les trachées et entre les deux lames épithéliales se trouve un tissu conjonctif lâche *c*, creusé de lacunes sanguines *S*. Le buisson trachéen est entouré par une grande cavité dans laquelle circulé un intense courant sanguin [DUVERNOY et LEREBoullet (1841), HEROLD (1913)].

Les exopodites des trois dernières paires sont dépourvus de corps blancs ; ces lames sont constituées par deux assises chitinogènes réunies l'une à l'autre par des colonnettes tonofibrillaires et revêtues par une enveloppe chitineuse relativement épaisse ; la cavité des lames est remplie de tissu conjonctif ; la circulation sanguine y est peu active si l'on en juge par le petit nombre de leucocytes qu'on y rencontre.

b) *Endopodites*. — Les 3 paires d'endopodites ont une structure analogue à celle qui a été décrite chez les Aselles, les Ligies et les *Oniscus*.

B. FONCTION DES EXOPODITES DES PLÉOPODES

a) *Historique*. — DUVERNOY et LEREBoullet ont remarqué depuis longtemps que des Porcellions auxquels on enlève les 4 corps blancs meurent au bout de 15 à 20 heures, tandis que ceux qui sont privés de deux ou d'un seul de ces organes survivent en général à l'opération et « ne paraissent » pas en souffrir ; la survie d'animaux normaux, chez lesquels on a causé, en sectionnant 4 ou 8 pattes, une hémorragie au moins aussi importante qu'en enlevant les exopodites

(1) BERNECKER (1909) remarque que, de place en place, une cellule épithéliale de la paroi d'une trachée est anastomosée avec un élément homologue, appartenant à un tube voisin, par un tractus cytoplasmique à différenciation tonofibrillaire ; j'ai retrouvé de telles formations (fig. 35, b).

des 4 pléopodes antérieurs, indique que la mort des Porcellions privés de leurs 4 corps blancs n'est pas due à une perte de sang, et les deux auteurs concluent que les corps blancs sont indispensables à l'entretien de la vie. Des Porcellions auxquels DUVERNOY et LEREBoullet ont enlevé les exopodites des trois dernières paires de pléopodes peuvent continuer à vivre au moins pendant 4 jours ; ces lames ne joueraient donc pas un rôle essentiel dans la respiration.

LEYDIG (1878) qui, nous l'avons vu plus haut, se faisait une conception très particulière de la structure des exopodites à corps blancs, doutait fort que ces organes puissent jouer un rôle dans la respiration.

BEPLER (1909) puis VERHOEFF (1921) ont fait des expériences semblables à celles de DUVERNOY et LEREBoullet, et ont obtenu des résultats analogues à ceux de ces derniers. Le premier constate que des *Porcellio* survivent quatre semaines à l'ablation de trois corps blancs, mais meurent environ 30 heures après l'extirpation du quatrième. VERHOEFF remarque que des *Porcellio scaber* privés des exopodites des pléopodes 1 et 2 meurent de 8 h. 1/2 à 24 heures après l'opération, tandis que si l'on enlève les exopodites 3, 4 et 5, il y a survie, et l'auteur conclut que les corps blancs sont des organes respiratoires de la plus haute importance, tandis que les exopodites 3, 4 et 5 ne sont pas indispensables à l'entretien de la vie.

b) *Recherches personnelles.* — Des *Porcellio scaber* auxquels on injecte une goutte d'indigo réduit réagissent en rejetant une goutte de liquide visqueux à l'extrémité de chaque uropode ; de plus, les glandes segmentaires secrètent parfois un abondant liquide incolore qui lubrifie la surface du corps ; les animaux, très agités au début, meurent un quart d'heure environ après l'opération. Presque immédiatement après l'injection, les deux premières paires d'exopodites présentent dans la région des trachées une violente coloration bleue (Pl. VIII, fig. 34, B, b). L'examen de coupes perpendiculaires ou parallèles à la surface de ces lames montre que l'indigo bleu est localisé dans les cellules épithéliales qui revêtent les tubes chitineux (Pl. VIII, fig. 35, e) ; cette assise cellulaire, excessivement mince, très difficile à discerner chez les animaux normaux, est bien mise en évidence chez les *Porcellio* injectés ; le colorant est fixé par de très fines granulations cytoplasmiques qui, presque toujours, sont tellement nombreuses que, même aux très forts grossissements, il est impossible de les distinguer les unes des autres et que l'épithélium se présente sous l'aspect d'une ligne ténue uniformément bleue, interrompue de place en place par un noyau. La coloration est beaucoup plus vive autour des ultimes rami-

fications trachéennes que dans la région initiale de ces tubes, où la paroi chitineuse est plus épaisse.

Les exopodites des trois dernières paires ne sont aucunement colorés par l'indigotine quelques secondes après l'injection; cependant, une ou deux minutes après l'opération, on trouve de l'indigo bleu en faible quantité dans leurs lacunes sanguines, surtout dans la région proximale de l'organe; cet indigo est exocellulaire; il est formé à la longue dans le plasma sanguin sous l'action de l'O fixé sur l'hémocyanine dissoute dans le plasma; d'ailleurs il apparaît de même, quelques minutes après l'injection, dans les lacunes sanguines des différentes régions du corps; nous aurons l'occasion d'étudier ce phénomène plus longuement chez des animaux transparents comme les Crevettes.

On est donc en droit de croire, que chez *Porcellio scaber*, seules les deux premières paires d'exopodites sont le siège de l'hématose; les exopodites 3, 4 et 5 ne jouent aucun rôle respiratoire.

C. FONCTION DES ENDOPODITES DES PLÉOPODES

Quelques secondes après l'injection d'indigo blanc, les trois paires d'endopodites bleuissent assez fortement, mais moins que les corps blancs; la coloration de ces lames a son intensité maximum le long du bord sagittal, où se trouve la gouttière afférente, et s'atténue progressivement à mesure qu'on se rapproche du bord externe. Les endopodites jouent donc également un rôle respiratoire, mais celui-ci est moins important que celui qui est rempli par les corps blancs.

Ces résultats confirment ceux qu'ont obtenus les auteurs précédents: puisqu'après ablation des 4 corps blancs, les Porcellions peuvent vivre encore pendant plusieurs heures, parfois même une journée entière, il faut croire que l'hématose s'effectue dans les lames restantes (exopodites 3, 4 et 5 et endopodites 3, 4 et 5); mais les exopodites 3, 4 et 5 sont, nous l'avons vu plus haut, hors de cause; il s'en suit que, pendant la survie des animaux privés de leurs 4 corps blancs, le phénomène respiratoire doit s'accomplir dans les 6 endopodites; le rôle de ceux-ci dans l'hématose doit d'ailleurs être peu important, puisque les animaux succombent au bout de plusieurs heures.

Les expériences de HEROLD (1913) mettent d'ailleurs bien en évidence le faible rôle que jouent ces 6 lames internes dans la respiration: des *Porcellio scaber* privés des trois dernières paires de pléopodes (endo- + exopodites) ont pu vivre encore pendant 9 jours: les 4 corps blancs suffisaient à assurer le renouvellement de l'O.

D. LA PRÉTENDUE RESPIRATION RECTALE

Le rectum des *Porcellio* se contracte rythmiquement sous l'action de muscles spéciaux, décrits déjà par LEREBoullet (1852); la région périrectale est, comme chez les Ligies, le siège d'une circulation sanguine intense; BEPLER (1909) a observé en outre que de l'air peut pénétrer par l'anus dans le rectum et il voit là un mode de respiration particulier.

Je me suis assuré que ni les parois du rectum, ni les tissus voisins n'oxydent l'indigo blanc; lorsque, longtemps après l'injection, il apparaît un bleuissement de cette région, la coloration est due à la présence de gros cristaux irréguliers, extracellulaires, d'indigotine précipitée au contact de l'O qui a pénétré à la longue par la blessure. Comme les Ligies, les Porcellions ne présentent pas de respiration rectale.

Je n'ai pas observé chez *Porcellio scaber* le bleuissement de la face interne des coxas du péréion présenté par les Ligies immédiatement après l'injection d'indigo réduit.

E. INJECTION DU LEUCODÉRIVÉ DU BLEU DE MÉTHYLENE

Des résultats tout à fait analogues ont été obtenus en remplaçant l'indigo blanc par le leucodérivé du bleu de méthylène préparé comme il a été dit p. 7. Lorsque le leuco renferme un léger excès de réducteur (hydrosulfite de soude), les 4 corps blancs et les endopodites 3, 4 et 5 bleussent au bout de quelques secondes, et prennent une coloration bleue très foncée déjà au bout de 5 secondes, tandis que la même substance peut être conservée pendant plusieurs minutes dans un tube, au contact de l'air, sans présenter aucun bleuissement. L'oxydation du réactif par les points respiratoires est donc beaucoup plus rapide que par l'air libre.

F. OXYDATION DES LEUCODÉRIVÉS

CHEZ LES ANIMAUX ASPHYXIÉS OU INTOXIQUÉS

a) *Asphyxie par séjour dans l'hydrogène.* — Des *Porcellio scaber* sont introduits sous l'eau dans trois tubes d'H fermés ensuite hermétiquement par un bouchon en caoutchouc (les animaux ont été

préalablement brossés sous l'eau pour détacher toutes les bulles d'air adhérent aux téguments). Les Porcellions sont totalement immobiles au bout de 3 à 5 heures et reçoivent alors une injection d'indigo réduit; les 4 corps blancs et les 6 endopodites ne bleussent pas en quelques secondes, comme cela se produit chez les animaux normaux: il faut attendre 3 ou 4 minutes avant d'observer dans ces organes une coloration bleue beaucoup moins intense que celle que l'on obtient chez les individus non asphyxiés.

b) *Asphyxie par immersion dans l'huile* — Des résultats analogues s'observent chez des Porcellions qui ont séjourné pendant 15 heures dans de l'huile de vaseline: celle-ci pénètre dans toutes les ramifications trachéennes; si l'on injecte de l'indigo réduit à des animaux ainsi asphyxiés, l'épithélium trachéen est à peine teinté de bleu un quart d'heure après l'opération; les 6 endopodites sont à peu près incolores. Cette faible coloration n'est pas due à une circulation défectueuse de la substance injectée: les lames respiratoires renferment bien un excès d'indigo blanc, qui bleuit dès qu'on détache les lames et qu'on les place dans de l'eau aérée.

Si l'on retire les *Porcellio* au bout de 5 à 6 heures d'immersion dans l'huile, celle-ci ne remplit pas encore la totalité des trachées; les animaux peuvent encore effectuer quelques mouvements des pattes; l'indigo blanc qui leur est injecté bleuit plus lentement et avec moins d'intensité que chez les animaux normaux, mais la coloration obtenue est plus foncée que celle observée chez les Porcellions morts.

c) *Asphyxie par immersion dans l'eau*. — Les expériences de DUVERNOY et LEREBoullet (1841), BEPLER (1909), GRAEVE (1913), HEROLD (1913), VERHOEFF (1921) ont montré que les Isopodes terrestres résistent peu de temps à l'immersion dans l'eau; retenons seulement les résultats de VERHOEFF: des *Porcellio scaber* placés dans de l'eau de conduite [volume non indiqué] sont sans mouvement au bout de 7 à 9 heures environ, suivant les individus, mais reprennent vigueur si on les maintient ensuite à l'air; un individu est mort après 11 heures d'immersion. Trois *P. scaber*, que j'ai placés dans 30 cm³ d'eau de conduite après avoir enlevé au pinceau les bulles d'air accolées aux téguments, étaient complètement immobiles 6 heures après; injectés à ce moment d'une goutte d'indigo réduit, le bleuissement des corps blancs et des 6 endopodites n'avait pas encore lieu au bout d'une minute; un exopodite à corps blanc étant alors extrait et dilacéré dans de l'eau aérée, il apparaît de l'indigo bleu dans la région trachéenne; de plus, si l'on pratique une large blessure dans le dos de l'animal au niveau des pléopodes, les 3 exopodites à corps blanc qui

sont restés en place bleuissent également sous l'action de l'air introduit ; ces faits indiquent que l'absence de bleuissement après injection n'est pas due à l'absence d'indigo blanc dans les lames respiratoires, mais bien au manque d'O dans les corps blancs.

Chez d'autres *P. scaber* injectés après séjour de 7 h. 1/2 à 18 h. dans l'eau de conduite (ces exemplaires étaient immobiles de 5 à 6 h. après l'immersion), les corps blancs et les endopodites ne bleuissent qu'au bout de plusieurs minutes, et la coloration est toujours moins vive que chez les animaux normaux.

Il est à noter que l'immobilité des Porcellions de mêmes dimensions est obtenue plus rapidement dans l'eau distillée privée d'O par ébullition que dans le même volume d'eau distillée aérée par agitation prolongée ; la durée de la survie dépend aussi, comme j'ai pu m'en assurer par de nombreuses expériences, du nombre des animaux séjournant en même temps dans un volume d'eau déterminé et, pour un nombre donné d'animaux, du volume d'eau où ces derniers sont placés. Pendant l'immersion, les animaux utilisent l'O qu'ils avaient dans leurs trachées au moment où ils ont été introduits dans l'eau ; mais, tous les animaux expérimentés ayant sensiblement même taille, cette provision d'O est à peu près la même chez tous les individus ; pour expliquer la diminution de la durée de la survie lorsque l'eau ambiante devient moins riche en O dissous, il faut donc admettre que le Porcellion peut utiliser cet O de l'eau ; ce n'est certainement pas à travers la paroi des trachées que ce corps peut pénétrer, les tubes aérifères n'étant pas mouillés par l'eau ; l'hématose ne peut donc se faire, pendant l'immersion, qu'à l'intérieur des endopodites des pléopodes 3, 4 et 5 ; ces lames fonctionnent alors comme de véritables branchies, mais ne peuvent à elles seules fournir tout l'O nécessaire à l'animal : celui-ci succombe lorsque la consommation de l'O gazeux préexistant dans les trachées devient inférieure à une certaine valeur.

d) *Asphyxie par dessiccation de l'atmosphère*. — D'anciennes expériences de DUVERNOY et LEREBoullet (1841), refaites récemment par les auteurs allemands, ont montré que l'air en nature ne suffit pas pour entretenir la vie des Porcellions : il faut que cet air soit fortement chargé d'humidité : maintenus dans un bocal à sec qui est exposé au soleil momentanément et à de longs intervalles, les animaux meurent plus rapidement que lorsque le flacon est conservé constamment à l'ombre. Des *Porcellio scaber* que j'ai gardés dans un flacon dont l'atmosphère était desséchée par de l'acide sulfurique périssaient au bout de 24 à 48 heures environ, tandis que des individus semblables, conservés dans un même récipient fermé par de la gaze et maintenu

dans un cristalliseur renfermant de la terre humide, ont vécu au moins pendant 7 jours. Des animaux qui, après un séjour de 22 heures dans l'atmosphère desséchée, remuaient encore très faiblement l'extrémité des pattes, ont été injectés d'indigo réduit : les corps blancs et les 6 endopodites n'ont pris qu'une faible teinte bleue, tandis que les individus conservés dans le flacon à l'air humide se sont comportés, après injection, comme des *Porcellio* normaux.

Les animaux qui séjournent dans une atmosphère sèche meurent donc asphyxiés. Comment expliquer ce phénomène ? Je pense que les corps blancs et les endopodites des Porcellions ne peuvent, tout comme d'ailleurs les pléopodes des Isopodes aquatiques, absorber l'O gazeux ; celui-ci doit être préalablement dissous dans de l'eau qui humecte la surface de ces organes : les lames des pléopodes des formes terrestres continuent donc à fonctionner comme des branchies. Dans les trachées, cette eau doit provenir de la condensation sur les parois du tube chitineux de la vapeur d'eau contenue dans l'air ; à la surface des endopodites, la lame d'eau qui dissout l'O atmosphérique doit être fournie par les glandes tégumentaires (1) ; les observations suivantes permettent de faire cette supposition. Chez les Isopodes qui vivent dans les endroits relativement secs (*Porcellio* par exemple), ces glandes existent en grand nombre dans la région des pléopodes, et leur sécrétion est tellement abondante à cet endroit que des Infusoires pédonculés peuvent vivre fixés à la surface des endopodites des pléopodes de ces animaux ; il est à remarquer aussi que ces glandes sont très réduites et ont une structure très primitive chez les *Idothées*, *Cymothoës*, *Aselles* et même *Ligies* (HUET, HEROLD), animaux qui vivent toujours dans l'eau ou dans une atmosphère très humide ; à noter enfin que chez les *Oniscides*, qui habitent des endroits plus humides que ceux où vivent les Porcellionides, ces glandes ont une extension moins grande que chez ces derniers.

Lorsque l'animal séjourne dans une atmosphère exempte de vapeur d'eau, l'eau sécrétée par les glandes tégumentaires s'évapore rapidement, et les endopodites ne peuvent plus absorber d'O ; les parois des trachées n'étant plus humectées d'eau, les corps blancs ne peuvent plus, eux aussi, être le siège de l'hématose. Mais l'air trachéen

(1) Décrites par WEBER (*Arch. j. mikr. Anat.*, XIX, 1881, p. 579), HUET (*Th. Sc. Dijon*, 1883), IDE (*La Cellule*, VII, 1891, p. 345), NÉMEC (*Zool. Anz.*, XIX, 1896, p. 297), TER-POGHOSSIAN (*Zeitschr. f. Naturwiss.*, LXXXI, 1909, p. 1), COLLINGE (*Ann. nat. Hist.*, [9], VII, 1921, p. 212).

se renouvelle difficilement : le buisson de trachées ne communique en effet avec l'atmosphère que par des orifices très étroits (le plus souvent même il n'y a qu'un seul « stigmate ») ; de plus il n'existe pas, dans les exopodites à corps blancs, de mouvements respiratoires ; lorsque l'animal est placé dans une atmosphère sèche, l'air emmagasiné dans les trachées peut donc conserver pendant quelque temps une certaine quantité de l'eau qu'il possédait au début de l'expérience, et c'est la raison pour laquelle les *Porcellio* peuvent vivre un à deux jours dans une atmosphère privée de vapeur d'eau (1).

e) **Intoxication par le gaz carbonique.** — Les *P. scaber* sont beaucoup plus sensibles à l'action du CO^2 qu'à celle de l'H ; le CO^2 exerce, comme chez les Arthropodes examinés précédemment, une action narcotique : introduits dans un tube de CO^2 retourné sous l'eau, puis fermé avec un bouchon de caoutchouc, les *Porcellio* se montrent d'abord très agités, puis leurs mouvements se ralentissent ; au bout de 4 minutes, ils remuent encore leurs pattes, dont les extrémités sont réunies pour former un pinceau ; après 7 à 10 minutes de séjour, les animaux sont immobiles. Injectés alors d'indigo blanc, les 4 corps blancs et les 6 lames internes des pléopodes prennent une coloration nettement moins foncée que lorsqu'il s'agit d'animaux normaux, mais plus intense cependant que celle qu'on observe chez les individus asphyxiés par immersion dans l'huile.

Les *Porcellio* immobilisés par le séjour de 10 minutes dans le CO^2 sont paralysés et non pas morts ; si on les retire à ce moment de l'atmosphère narcotique pour les mettre à l'air libre, ils agitent, une heure après, les antennes et l'extrémité des pattes ; injectés alors d'indigo réduit, les corps blancs et les lames internes bleuissent, autant qu'on peut en juger, aussi violemment que chez les animaux normaux. L'intensité des phénomènes d'oxydation qui s'effectuent dans les pléopodes diminue donc nettement, mais sans cependant s'annuler, lorsque les *Porcellio* sont paralysés sous l'influence du CO^2 et elle reprend sa valeur normale lorsque, l'animal n'étant plus soumis à l'action du toxique, la paralysie disparaît.

f) **Intoxication par le gaz sulfureux.** — Un *P. scaber* jeune et un adulte sont introduits dans un tube renfermant un mélange d'air et de SO^2 ; au bout d'un quart d'heure, le jeune est complètement immo-

(1) A noter que les espèces terrestres dépourvues de trachées (*Oniscus*) résistent moins longtemps dans l'air sec que les *Porcellio*, qui ont des buissons trachéens bien développés (HEROLD).

bile ; injecté copieusement d'indigo réduit, ses corps blancs ne présentent aucun bleuissement. Au bout de 20 minutes, l'adulte fait encore quelques mouvements ; après injection d'indigo réduit, ses corps blancs prennent une coloration légèrement bleue ; une lame à trachées étant détachée du corps, elle bleuit sous l'influence de l'air qui pénètre par la surface de section ; la coloration affecte non pas seulement le buisson trachéen, mais aussi les lacunes sanguines voisines qui renfermaient l'indigo blanc.

g) *Intoxication par le sulfure de carbone.* — Des phénomènes analogues ont été observés chez des *P. scaber* tués par un séjour d'un quart d'heure dans une atmosphère saturée de vapeurs de CS^2 : les corps blancs sont à peine colorés après injection d'indigo réduit. Il en est de même chez des animaux tués par des vapeurs d'acide cyanhydrique.

h) *Intoxication par la chloropicrine.* — Des *P. scaber* placés dans une atmosphère saturée de vapeurs de ce toxique sont totalement paralysés au bout de quelques minutes ; injectés d'indigo blanc après un quart d'heure de séjour, les corps blancs et les lames internes bleuissent presque instantanément et à peu près avec la même intensité que chez des animaux normaux ; les mêmes phénomènes s'observent encore chez des individus tués certainement par un séjour d'une demi-heure dans cette atmosphère. La chloropicrine ne doit donc pas tuer les Porcellions par asphyxie, mais exerce une action toxique propre sur des organes indispensables à la vie (paralyse du cœur ?).

Résumé. — Les 4 corps blancs et les 6 endopodites des pléopodes de *Porcellio scaber* oxydent énergiquement et presque instantanément l'indigo réduit et le leucodérivé du bleu de méthylène. Ces phénomènes sont très atténués chez les individus asphyxiés par un séjour dans un gaz inerte (H) ou dans l'air sec ou par immersion dans l'huile ou dans l'eau ; il en est de même, mais souvent à un degré moindre, chez les animaux intoxiqués par le CO^2 , le CS^2 , l'HCN. Chez les animaux tués par la chloropicrine, l'intensité de l'oxydation ne semble pas diminuée.

Il faut en conclure que l'oxydation des substances injectées est due à la présence, dans les organes envisagés, de l'O servant à l'hématose. Les 4 corps blancs (exo-

podites 1 et 2) et les 6 lames internes (endopodites 3, 4 et 5) des pléopodes sont des organes respiratoires; les 6 lames externes dépourvues de trachées (exopodites 3, 4 et 5) ne jouent aucun rôle dans la respiration. L'asphyxie survient avant que tout l'O contenu dans les lames respiratoires soit consommé; il en est de même pour les animaux paralysés ou tués par certains gaz toxiques.

2. *Porcellio laevis* Latr., *P. lugubris* C. L. Koch,

Armadillidium cinereum Zenker

Des phénomènes analogues à ceux décrits chez *P. scaber* s'observent chez les autres *Porcellio* à deux paires de corps blancs que j'ai examinés : les 4 corps blancs et les endopodites des trois dernières paires de pléopodes oxydent très rapidement l'indigo blanc injecté; les exopodites 3, 4 et 5 demeurent toujours incolores.

Il en est de même aussi chez *Armadillidium cinereum*. VERHOEFF (1921) avait soupçonné déjà le rôle important que jouent les 4 corps blancs chez les *Armadillidium* (*A. portofinense*) : l'ablation de ces organes entraîne la mort de l'animal en moins d'un jour, tandis que l'enlèvement des exopodites 3, 4 et 5, qui sont dépourvus de trachées, ne cause aucune perturbation visible.

Chez les *A. cinereum* paralysés par le séjour dans le CO², puis injectés d'indigo blanc, le bleuissement des buissons trachéens et des 6 lames internes est beaucoup plus pâle et plus tardif que chez les animaux normaux.

II. *Isopodes terrestres à 4 paires de corps blancs :*

Syspastus brevicornis Ebner

Les exopodites de la 1^{re} paire de pléopodes de ces Isopodes sont rudimentaires; ceux des 4 autres paires sont bien développés et chacun possède un buisson trachéen [v. la fig. de HEROLD (1913)]; leur structure ne diffère pas essentiellement de celle des lames à corps blanc des *Porcellio*; des piliers à tonofibrilles réunissent, comme chez les Ligies et les Porcellions, des cellules épithéliales des deux faces opposées; ce sont sans doute ces colonnes que HEROLD (1913) a prises pour des muscles dont, il le reconnaît, « la striation transversale est toujours très difficilement perceptible ».

Les endopodites des 4 dernières paires de pléopodes sont bien développés et ont une structure analogue à celle des trois dernières paires des *Oniscus* et des *Porcellio*.

Après injection d'indigo réduit, les 4 paires de corps blancs prennent, au bout de quelques secondes, une vive coloration bleue localisée dans les minces cellules épithéliales qui entourent les trachées; les 4 dernières paires d'endopodites possèdent à ce moment dans leurs cellules épithéliales des granulations bleues particulièrement foncées dans le voisinage de la gouttière sanguine afférente (bord sagittal des lames). Quelques minutes après l'injection, les sternites des anneaux postérieurs du péréion bleussent progressivement; cette coloration est due à de gros cristaux irréguliers d'indigo formés au contact de l'air qui entre par la blessure; ces cristaux se déposent dans les lacunes du tissu conjonctif qui entourent le cœur et le tube digestif : ils sont extracellulaires.

Chez les *Syspastus*, l'hématose doit s'effectuer au niveau des 4 paires de corps blancs et à l'intérieur des endopodites.

III. Isopodes terrestres à 5 paires de corps blancs :

Tracheoniscus Rathkei Brandt,

Cylisticus convexus de Geer

Chez *Tracheoniscus Rathkei* Brandt (1), chacune des 5 lames externes des pléopodes est pourvue d'un buisson trachéen; les 5 paires de corps blancs bleussent violemment et très rapidement au contact de l'indigo réduit injecté; l'indigotine est fixée sur les cellules épithéliales des trachées; les lames internes des pléopodes 3, 4 et 5 se comportent comme chez les Isopodes terrestres précédents.

Les mêmes phénomènes s'observent chez les *Cylisticus convexus* de Geer, pourvus, eux-aussi, d'un corps blanc à chacun des exopodites des 5 paires de pléopodes.

Chez les Isopodes terrestres, la fonction respiratoire est remplie par les trachées et les endopodites des pléo-

(1) VERHOEFF (1921) scinde le genre *Porcellio* en deux genres nouveaux : *Porcellio* s. str., qui comprend les formes à deux paires de corps blancs (ex. *P. scaber*), et *Tracheoniscus* n. g., qui renferme celles à cinq paires de corps blancs (ex. *T. Rathkei*).

podes. Les exopodites dépourvus de trachées ne jouent aucun rôle dans l'hématose.

*
* * *

Conclusions. — Chez tous les Isopodes, les exo- et endopodites des pléopodes sont donc des organes respiratoires et, le plus souvent même, ces appendices sont le seul siège de l'hématose. Mais si l'on compare ces organes dans les différentes familles, on observe la plus grande variabilité tant du point de vue fonctionnel que du point de vue structural.

Ainsi le passage de l'O peut s'effectuer avec sensiblement la même intensité dans les 10 paires de lames (Idothées); mais souvent ce sont les exopodites qui jouent un rôle respiratoire prépondérant (Ligies, *Porcellio*, *Armadillidium*, *Tracheoniscus*, *Cylisticus*); dans ce cas, toutes les lames externes peuvent concourir à l'accomplissement de l'hématose (Ligies, *Tracheoniscus*, *Cylisticus*), ou bien certaines d'entre elles seulement remplissent cette fonction (*Porcellio*, *Armadillidium*). Parfois c'est dans les endopodites que l'hématose est la plus intense (Sphéromes et *Oniscus*); dans ce cas, le passage de l'O peut s'effectuer avec la même intensité dans toutes les lames internes bien développées (*Oniscus*), ou bien certaines de ces lames peuvent être le siège d'une hématose plus active (Sphérome).

Rarement les 5 endo- et les 5 exopodites sont bien développés (Idothées, Sphéromes). Le plus souvent, un certain nombre de lames sont atrophiées; l'atrophie porte sur les exo- et endopodites 1 et 2 (Aselles) ou sur les pléopodes 1 (*Syspastus*); chez d'autres, et c'est le cas le plus fréquent, les 5 exopodites sont bien développés, mais les endopodites 1 et 2 sont excessivement réduits et paraissent même parfois manquer totalement (Ligies, *Porcellio*, *Cylisticus*, *Oniscus*).

Si l'on compare la structure des pléopodes des différents groupes, on voit que les endopodites sont généralement des vésicules aplaties dont les faces dorsale et ventrale sont sensiblement parallèles; mais, dans certains cas, ces lames peuvent présenter des plicatures (Sphéromes). Tous les exopodites peuvent avoir une structure sensiblement uniforme dans toute leur étendue (Ligies); d'autres fois, ils présentent une région différenciée, à cuticule très mince (lobe externe des exopodites des *Oniscus* et des Philoscies). Enfin, chez certains genres, ces lames possèdent des trachées: celles-ci existent dans les 5 paires d'exopodites (*Tracheoniscus*, *Cylisticus*) ou dans les deux paires antérieures seulement (*Porcellio*, *Armadillidium*).

Les causes de la plupart de ces variations échappent ; on ne voit pas par exemple pourquoi, chez des Isopodes exclusivement aquatiques (*Idothées*, *Sphéromes*), les 10 paires de lames (5 p. d'exo- + 5 p. d'endopodites) sont le siège de l'hématose, tandis que chez d'autres, qui mènent le même genre de vie (*Aselles*), 5 paires de lames seulement jouent un rôle respiratoire. On ne voit pas non plus pourquoi les *Syspastus*, qui vivent dans le même milieu que les *Cylisticus* et les *Tracheoniscus*, ont leur premier pléopode rudimentaire. Il est à remarquer cependant que l'indigo blanc est oxydé avec plus d'intensité par les endopodites des Isopodes terrestres qui vivent dans une atmosphère relativement humide (*Oniscus*, *Philoscies*) que par les endopodites de ceux qui habitent des endroits secs (*Porcellio scaber*) ou même très secs (*Porcellio laevis*) ; les Ligies font exception ; mais peut-être l'indigo réduit est-il oxydé faiblement à l'intérieur de leurs endopodites parce que ces lames sont enduites d'un magma de corps étrangers qui rend difficile le passage de l'oxygène.

Il est à noter aussi que plus l'atmosphère dans laquelle vit l'animal est sèche, plus les exopodites sont différenciés : chez les Ligies, ces lames ont une structure analogue à celles que l'on observe chez les Isopodes à vie aquatique ; chez les *Oniscus*, la cuticule s'amincit dans le lobe externe de ces lames, ce qui facilite l'entrée de l'air ; enfin, chez les formes qui habitent les endroits secs, la paroi des exopodites s'amincit davantage encore en certaines régions et, de plus, s'invagine en formant des trachées ; à l'intérieur de celles-ci, l'air peut conserver longtemps le peu de vapeur d'eau qu'il contient, et l'exopodite peut continuer à fonctionner comme organe respiratoire ; en somme ces trachées, qui représentent un nouveau cas de convergence avec celles des Monoantennés, sont une adaptation à la faible teneur en eau de l'atmosphère dans laquelle vivent ces Isopodes terrestres.

Remarque. — Chez aucun des Isopodes étudiés, je n'ai observé de bleuissement des leucocytes sanguins après l'injection d'indigo réduit. Dans les lacunes sanguines des organes respiratoires de tous ces animaux, on observe un bleuissement rapide du plasma sanguin ; cette coloration est due, je pense, à l'oxydation du leucodérivé par l'O fixé sur l'hémocyanine (dissoute dans le plasma) ; elle doit apparaître également, par la suite, dans d'autres régions de l'appareil circulatoire, et cela d'autant plus rapidement que le sang renferme davantage d'O ; mais il est bien difficile de s'en rendre compte chez ces animaux de petite taille, dont les téguments sont peu transparents ; on peut cependant faire quelques constatations dans certains endroits

favorables, par exemple dans la région périrectale des Ligies et dans les exopodites des pléopodes 3, 4 et 5 des *Porcellio scaber* ; le bleuissement tardif que l'on observe dans les lacunes sanguines de ces organes est dû à l'oxydation lente, sur place, du leucodérivé injecté par l'hémocyanine du sang contenu dans ces lacunes et aussi à la pénétration dans celles-ci de l'indigo bleu formé ailleurs dans le sang (dans la cavité des organes respiratoires par exemple).

II. Leptostracés

Nébalies

Les expériences ont porté sur *Nebalia bipes* Fabricius, des environs de Luc-sur-Mer. L'indigo blanc introduit à l'aide d'un tube effilé un peu en arrière du 4^e segment du pléon, du côté ventral, est oxydé uniquement dans les 8 paires d'appendices thoraciques. Ces organes ont été longuement décrits par CLAUS (1889) et j'emploierai la terminologie de cet auteur. L'article basilaire de chacun de ces appendices présente une énorme expansion latérale lamellaire, bilobée, appelée épipodite ; le 2^e article porte sur le côté un exopodite très aplati et, à son extrémité distale, un endopodite grêle, formé de 5 articles. Epipodites, exopodites et articles proximaux des endopodites sont abondamment irrigués par le liquide sanguin, qui circule entre deux feuillets réunis entre eux, de place en place, par des piliers à tonofibrilles.

L'indigo blanc est oxydé immédiatement après l'injection dans les cellules épithéliales des épipodites, des exopodites et, d'une façon beaucoup moindre, dans celles des articles proximaux des endopodites ; quelques secondes après l'injection, on voit de l'indigo bleu dans le sang, d'abord dans la région branchiale, puis dans les autres régions du corps ; cette coloration est due sans doute à l'oxydation de l'indigo blanc par l'hémocyanine.

La carapace, qui a une structure analogue à celle des expansions lamellaires des appendices thoraciques, a été considérée par la plupart des auteurs, notamment par CLAUS, comme étant un organe respiratoire ; je n'ai pas observé d'oxydation de l'indigo réduit dans ses cellules épithéliales.

L'hématose s'effectue surtout, chez les Nébalies, dans les épipodites et les exopodites ; dans les endopodites s'effectue également le passage de l'O, mais celui-ci est peu actif.

Marcel PRENANT (1924 a) constate que les lamelles branchiales de ces animaux donnent, d'une façon histologiquement diffuse, la réaction

de la benzidine ; la teinte est en général uniforme, comme si elle était due au sang de la branchie ; en outre, le conjonctif branchial présente de très fines granulations bleues. Chez ces Crustacés, comme chez les Arthropodes étudiés précédemment, les images obtenues par les réactifs des peroxydases ne se superposent donc pas à celles que l'on observe avec les leucodérivés agissant *in vivo* (1).

III. Amphipodes

Les expériences ont porté sur *Gammarus pulex* L., *Orchestia Bottae* H. Milne-Edwards (= *O. cavimana* C. Heller) et *Talitrus saltator* Mont. (2).

1. Gammarus

Sont considérées en général comme organes respiratoires chez les Gammarides les vésicules branchiales situées à la base du côté sagittal des 2^e gnathopodes et des périopodes (3) ; la structure de ces organes est bien connue grâce aux travaux de NEBESKI sur *G. marinus* et de BERNECKER (1909) sur *G. fluviatilis* Roes. (= *G. pulex* L.) ; elle ne diffère pas essentiellement de celle des endopodites respiratoires des Isopodes : deux lames épithéliales recouvertes d'une très mince couche chitineuse sont réunies par endroits par des piliers à tonofibrilles ; dans la région basilaire de la vésicule, il existe, entre les deux feuillettes épithéliaux, du tissu conjonctif. De la gouttière afférente qui suit le bord postérieur de la lame, le sang se répand entre les deux assises épithéliales, circule entre les piliers et se rassemble dans la gouttière efférente, qui longe le bord antérieur de l'organe.

En outre DELAGE (1881), après avoir constaté l'importance de la

(1) PRENANT (1924 a) a cependant observé un bleuissement des branchies des Daphnies et des *Cheirocephalus* traitées par la benzidine ou le blanc de rongalite ; les autres Crustacés étudiés par l'auteur (Décapodes, Amphipodes, Isopodes, Cirripèdes, Copépodes, Ostracodes) n'ont présenté aucune réaction positive dans les branchies, les téguments, etc.

(2) Les Gammarus proviennent de Nancy, les Orchesties des berges du canal de la Marne au Rhin, à Nancy, où elles étaient très abondantes en 1921, et de la saline de Ste-Valdrée, près de Nancy, où LIENHART les a trouvées en 1913 ; les Talitres ont été recueillis à Luc-sur-Mer.

(3) Nomenclature donnée par STEBBING : Amphipoda. I. Gammaridea (*Das Tierreich*, 21. Lief., Berlin, 1906).

vascularisation des épimères chez *Gammarus locusta* (et les Talitres), croit que ces organes jouent un rôle dans la respiration.

Quelques secondes après avoir injecté une goutte d'indigo blanc dans le cœur ou dans le sinus abdominal d'un *G. pulex*, on voit par transparence que la substance circule à l'état jaune dans le corps, puis bleuit très rapidement dans les vésicules branchiales; la coloration, très vive dans la région de la gouttière afférente, s'atténue à mesure qu'on se rapproche de la gouttière efférente. En même temps, les épimères prennent une légère coloration bleue. Souvent branchies et épimères ne sont pas tous également bleuis; certains de ces organes demeurent même incolores, mais cela tient sans doute à une circulation plus ou moins défectueuse de la substance.

L'examen des coupes de branchies montre que l'indigo bleu est fixé sur les granulations cytoplasmiques de l'épithélium, dans la partie basilaire des piliers et dans les cellules aplaties qui réunissent deux piliers successifs; les granules les plus foncés occupent tantôt le pôle cuticulaire, tantôt la région moyenne, tantôt encore le pôle sanguin des cellules; peut-être faut-il voir là les différentes phases du passage de l'O. Je n'ai pas observé d'indigo bleu dans la région moyenne des piliers. L'indigo blanc est en outre oxydé dans la cavité des branchies, sans doute grâce à la présence de l'O fixé sur l'hémocyanine dissoute dans le plasma sanguin.

Dans les épimères, les deux lames épithéliales sont réunies par des colonnettes à tonofibrilles; entre elles se trouve du conjonctif creusé de nombreuses lacunes sanguines. En certains endroits, l'épithélium oxyde légèrement l'indigo réduit; on observe parfois dans la cuticule externe des formations analogues à celles qui ont été décrites dans les exopodites des pléopodes des Ligies: cette assise, d'une épaisseur de $15\ \mu$ environ, est traversée par de fins tractus cytoplasmiques perpendiculaires à la surface, serrés les uns contre les autres, colorés violemment par l'indigo bleu; dans les préparations que j'ai examinées, l'épithélium est détaché de sa cuticule, et il existe une solution de continuité entre ce feuillet et les fins tractus intracuticulaires; mais il est bien vraisemblable de croire que, comme chez les Ligies, les bâtonnets bleus sont des prolongements épithéliaux qui facilitent la pénétration de l'O. De telles formations n'ont pas été observées dans la lame cuticulaire de la face sagittale des épimères, lame qui est pourtant un peu moins épaisse (10 à $12\ \mu$) que la précédente.

Quelques minutes après l'injection, le plasma sanguin renferme de l'indigo bleu qui colore le cœur et les lacunes des différentes

régions du corps ; cette indigotine est due sans doute à l'oxydation de l'indigo blanc par l'O fixé sur l'hémocyanine dissoute dans le plasma.

Les branchies et les épimères sont donc, chez les *Gammarus*, le siège de l'hématose.

2. *Orchesties* et *Talitres*

L'examen des *Orchesties* et des *Talitres* injectés d'indigo blanc m'a conduit aux mêmes conclusions. En outre, chez l'*Orchestia*, le second article des deux paires de gnathopodes, qui présente une expansion lamellaire dont la structure rappelle celle des épimères, oxyde rapidement l'indigo réduit ; cet article doit fonctionner comme organe respiratoire. J'ai observé un phénomène analogue dans l'article 2 des gnathopodes de la seconde paire des *Talitres*. Les articles 2 des trois dernières paires de péréiopodes des *Talitres* ont, eux aussi, une structure rappelant celle des épimères (DELAGE), mais ne bleuissent cependant pas au contact de l'indigo réduit ; on ne peut donc leur attribuer, comme l'avait fait DELAGE, un rôle dans l'hématose.

Le leucodérivé du bleu de méthylène injecté aux *Talitres* est oxydé aux mêmes endroits que l'indigo réduit.

Les *Orchesties* et les *Talitres*, qui vivent dans l'atmosphère très humide (1), ne présentent donc pas de différence très sensible, au point de vue respiration, avec les Amphipodes qui mènent une vie nettement aquatique.

IV. Schizopodes

Certaines familles de Schizopodes (*Lophogastrides* et *Euphausiides*) possèdent des vésicules branchiales aux pattes thoraciques, tandis que les Mysides en sont dépourvues ; je n'ai pu me procurer que des exemplaires de cette dernière famille (*Macromysis flexuosa* Müller, de Luc-sur-Mer).

a) *Historique*. — Les auteurs ne sont pas d'accord sur la localisation de la fonction respiratoire chez les animaux de cette famille :

(1) Les *Orchestia Bottae* mènent une vie si franchement aérienne qu'elles succombent lorsqu'on les oblige à séjourner dans l'eau douce, dans l'eau de mer ou dans un mélange des deux à parties égales.

THOMPSON (1), se basant sur l'état d'agitation continu des rames externes des pattes, attribue à ces organes un rôle dans l'hématose ; pour FREY et LEUCKART (2), cette fonction est dévolue à la carapace ; pour MILNE-EDWARDS (1839), c'est dans le fouet des pattes-mâchoires de la 1^{re} paire que s'effectue l'entrée de l'O. VAN BENEDEN (3), puis DELAGE (1883) pensent que c'est la carapace qui fonctionne comme branchie ; ce dernier s'appuie surtout sur la structure de ce bouclier, « qui rappelle absolument celle des lames branchiales des Isopodes supérieurs ». L'étude histologique de l'organe, faite par BERNECKER (1909), vient à l'appui de l'opinion de DELAGE ; l'analogie qui existe entre la structure de la carapace et celle des branchies des Isopodes et des Amphipodes se poursuit dans les plus petits détails : deux lames épithéliales, réunies par des piliers à tonofibrilles, limitent une cavité sanguine richement irriguée par un courant qui arrive par le bord libre du bouclier et passe dans la région dorsale de ce dernier, pour se jeter ensuite dans le péricarde.

b) *Recherches personnelles.* — On se rend compte, après injection d'indigo réduit, que la carapace est bien le siège de la respiration : quelques secondes après l'introduction de quelques gouttes du réactif, ses cellules épithéliales bleuissent violemment, et cela d'autant plus qu'on se rapproche davantage des gouttières afférentes ; de plus, quelques instants plus tard, le plasma sanguin situé dans les lacunes de la carapace bleuit assez énergiquement : cette coloration doit être due à l'oxydation du leucodérivé par l'O fixé sur l'hémocyanine.

Le passage de l'O servant à l'hématose s'effectue également à travers l'épithélium de la face ventrale du thorax : les cellules épithéliales (Pl. VII, fig. 30, e) envoient à l'intérieur de la couche chitineuse de fins prolongements bactériiformes *b*, *b'* perpendiculaires à la surface, très serrés les uns contre les autres ; la plupart sont colorés en bleu marine très intense chez les animaux injectés d'indigo blanc ; cette disposition est tout à fait analogue à celle qui a été décrite chez les pléopodes des Ligies et les épimères des Gammarès.

Lorsque l'injection est modérée et ne provoque pas la mort de l'animal, le fouet des 1^{res} pattes-mâchoires ne bleuit pas ; il en est de même de la large lame peu épaisse qui se trouve à la base de la rame

(1) THOMPSON (J. V.). *Zoological researches and illustrations of natural history*. II. (*On the genus Mysis*...). 1840.

(2) FREY (H. und LEUCKART (R.). *Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere mit besonderer Berücksichtigung der Fauna des norddeutschen Meeres* (Braunschweig 1847).

(3) VAN BENEDEN (P. J.). *Mém. Acad. roy. de Belgique*, xxxiii, 1861, 174 p.

dorsale des pattes locomotrices et qui a été considérée comme étant, chez les *Mysis*, le représentant morphologique de la branchie des Décapodes. Les saillies sacciformes rudimentaires situées (DELAGE) sur les vaisseaux qui viennent de la base des pattes et remontent sur la paroi interne de la cavité « branchiale » pour se rendre au cœur ne présentent pas non plus de bleuissement ; ces saillies avaient été prises par SARS (1) pour de véritables branchies ; DELAGE (1883), se basant sur leur structure, leur a refusé un rôle respiratoire ; BERNECKER (1909) a émis une opinion analogue.

Le bouclier et la face ventrale du thorax sont donc, chez les *Mysis*, le siège de l'hématose.

V. Décapodes

Tout le monde pense que les organes respiratoires des Décapodes adultes sont représentés par les branchies ; ces organes sont, chez les espèces que j'ai étudiées, formés par la réunion de filaments (trichobranches) ou de lamelles (phyllobranches). Les branchies font défaut, comme l'on sait, dans les premiers stades du développement des Décapodes ; avant leur apparition, les larves doivent respirer, comme les *Mysis* adultes, à l'aide des lames latérales de leur carapace céphalothoracique [DELAGE (1883), BOUVIER (1890 a)] ; chez l'adulte, ces lames sont creusées, comme l'a montré BOUVIER (1890 a), d'innombrables lacunes richement irriguées par le sang ; aussi cet auteur affirme-t-il que ces lames, considérées longtemps comme étant uniquement un simple appareil protecteur des branchies (d'où leur nom de lames branchiostèges ou de branchiostégites), fonctionnent comme un véritable appareil respiratoire cutané.

* * J'ai étudié les espèces suivantes :

I. TRICHOBRANCHES. — **Astacoïdes** : *Potamobius leptodactylus* Eschholtz.

Thalassinides (2) : *Callinassa subterranea* Mont., *Axiis stirbynchus* Leach.

(1) SARS. *Crustacés d'eau douce de Norvège*, 1867.

(2) Les branchies des Thalassinides appartiennent à un type intermédiaire entre les trichobranches et les phyllobranches, et sont appelées parfois hétérobranches.

2. PHYLLOBRANCHES. — **Carides** : *Leander serratus* Penn., *Palæmonetes varians* Leach, *Crangon vulgaris* Fabr., *Processa canaliculata* Leach (= *Nika edulis* Risso), *Atyaephyra Desmaresti* Millet.

Pagurides : *Pagurus bernhardus* L.

Galathéides : *Galathea squamifera* Leach.

Brachyours : *Cancer pagurus* L., *Portunus puber* L., *P. depurator* Leach, *Carcinus maenas* Penn. (1).

Écrevisse

1. Trichobranches

a) **Branchies**. — Après avoir injecté 0,3 cm³ d'indigo blanc dans le coelome d'une Écrevisse en perforant la face ventrale de l'abdomen, on voit par transparence que le liquide se répand à l'état de leucodérivé dans toute l'étendue de l'abdomen ; quelques secondes après, on constate, en soulevant le bouclier céphalothoracique, que les houppes branchiales, qu'elles appartiennent au type podo-, arthro- ou pleurobranchie, sont très violemment colorées en bleu marine ; l'animal, remis dans l'eau, continue à vivre ; quelques minutes après l'opération, le leuco verdit puis bleuit dans la région du point d'injection sous l'action de l'O de l'eau qui entre par la blessure ; l'indigo bleu ainsi formé colore d'une façon diffuse la surface des organes environnants (muscles, tube digestif).

Si l'on examine les branchies quelques secondes après l'injection, on voit que l'indigo bleu est fixé à l'intérieur des cellules épithéliales des filaments branchiaux. Ces éléments sont, comme l'a bien montré BERNECKER (1909), des cellules à noyau volumineux (v. Pl. VIII, fig. 37), dont le cytoplasme est traversé par des tonofibrilles très fines, serrées les unes contre les autres, à direction perpendiculaire à la surface du filament ; ce cytoplasme est, de plus, bourré de fines granulations réfringentes (fig. 37, 1) ; en certains endroits, la couche épithéliale a une épaisseur à peu près constante, la membrane interne étant légèrement soulevée au niveau des noyaux ; ailleurs, les régions nucléaires forment de véritables papilles (cas de la fig. 37) qui font saillie à l'intérieur du filament et qui sont rattachées à la mince couche cytoplasmique internucléaire par un pédicule ; des globules sanguins S

(1) Les animaux marins ont été étudiés à Luc-sur-Mer ; les *Atyaephyra* proviennent du canal de la Marne au Rhin, à Nancy, et les Écrevisses du marché de Nancy.

se logent fréquemment dans les cavités qui séparent deux papilles voisines.

Chez les animaux injectés, l'indigo bleu colore de fines granulations cytoplasmiques I; celles-ci, dans certaines cellules, sont plus denses du côté externe; dans d'autres, elles paraissent particulièrement abondantes au pôle interne; les noyaux demeurent toujours incolores. BERNECKER a cru voir en certains endroits des fibrilles traverser complètement le mince revêtement chitineux (« Porenkanäle »), mais n'a pu affirmer avec certitude l'existence de telles formations; je n'ai pas observé, sur mes coupes, ces prolongements cytoplasmiques, qui, vraisemblablement, se seraient colorés en bleu, comme cela se passe dans les exopodites des pléopodes des Ligies, et qui auraient été alors facilement discernables.

D'une façon générale le bleuissement est plus intense dans les cellules épithéliales qui bordent les sinus afférents que dans celles qui entourent les voies efférentes (1); le plus souvent l'épithélium de l'axe qui porte les filaments branchiaux est dépourvu d'indigo, de même que la lame ployée en forme de V qui, dans les podobranchies, est soudée le long de cet axe; enfin la substance injectée n'est pas oxydée par les néphrocytes à carminate d'ammoniaque décrits par CUÉNOT (1895), ni par les cellules de Leydig du tissu conjonctif qui sépare les sinus afférent et efférent.

Quelque temps après l'injection, le plasma des sinus branchiaux renferme de l'indigo bleu formé, je pense, par oxydation de l'indigo blanc au contact de l'O fixé sur l'hémocyanine; ce bleuissement s'étend par la suite au plasma sanguin contenu dans le cœur et dans les artères; une demi-heure après l'injection, toutes les lacunes sanguines de l'animal renferment elles-mêmes un liquide bleu pâle.

Les branchies de l'Écrevisse sont donc bien le siège d'une intense hématoze.

b) *Carapace*. — La structure des expansions du bouclier thoracique qui forment les parois externes de la cavité branchiale (lames branchiostèges) a été étudiée par K. C. SCHNEIDER (1902); les deux assises épidermiques sont reliées par des piliers cytoplasmiques à tonofibrilles; la couche chitineuse externe, très épaisse, imprégnée de sels calcaires, est traversée dans toute son épaisseur par de fins prolon-

(1) Ces sinus ont été décrits récemment par BOCK (1923 et 1925) chez *Polamobius astacus*.

gements du cytoplasme épidermique [formations ciliaires d'après VERNE (1921)]; du côté de la cavité branchiale, la cuticule est beaucoup plus mince et, d'après SCHNEIDER, ne serait pas calcifiée. L'espace compris entre les deux assises épithéliales est occupé par des glandes muqueuses et du conjonctif constitué (CUÉNOT, SCHNEIDER) par des fibres, des cellules banales de soutien et des cellules de réserve (cellules de Leydig, cellules protéiques) ménageant entre elles de nombreuses lacunes sanguines.

Les cellules épidermiques du bouclier absorbent l'indigo réduit et l'oxydent presque instantanément en indigo bleu; le bleuissement est particulièrement intense dans la région antéro-dorsale de l'organe, au voisinage de la vaste lacune post-céphalique qui enveloppe le foie et l'estomac et de laquelle part, d'après BOUVIER, la plus grande partie du sang qui baigne le bouclier. L'indigo bleu est fixé sur les granules cytoplasmiques particulièrement abondants à la base des piliers et dans la mince assise cytoplasmique qui réunit la base de deux piliers successifs; dans les examens sur le frais, on distingue immédiatement ces granules à indigotine des grains de pigment bleu ciel qui se trouvent dans cette région. L'assise épithéliale de la face branchiale est la plus colorée, le passage de l'O étant facilité de ce côté par l'amincissement de la cuticule; du côté externe, le passage des gaz à travers la carapace extraordinairement épaisse doit s'effectuer par l'intermédiaire des fins prolongements cytoplasmiques qui la traversent de part en part; je n'ai cependant pas observé de fixation d'indigotine dans ces tractus. Les piliers à tonofibrilles n'oxydent pas l'indigo blanc dans leur partie moyenne; les glandes muqueuses et les divers éléments du tissu conjonctif ne présentent pas non plus de bleuissement.

Quelques instants après l'injection, le plasma sanguin des lacunes de la carapace renferme de l'indigotine qui doit se former grâce à la présence de l'O fixé sur l'hémocyanine.

Chez les Écrevisses adultes, les expansions latérales de la carapace céphalothoracique conservent donc bien (BOUVIER) la fonction respiratoire qu'elles possédaient chez la larve.

c) *Rectum*. — On a observé dans la région terminale du tube digestif des jeunes Écrevisses une circulation d'eau analogue à celle qui existe dans le rectum des larves d'Odonates [LÉFEBoullet (1848)]. Pour cette raison, certains auteurs ont prétendu qu'il existe chez ces animaux une respiration anale. Je n'ai pas observé de bleuissement de l'indigo blanc dans la paroi du rectum d'Écrevisses ayant 7 cm. de

longueur totale ; il ne doit donc pas y avoir de respiration rectale, à ce stade tout au moins.

Thalassinides

Les branchies de *Callianassa subterranea*, Thalassinide qui vit enterré dans le sable, sont relativement réduites ; leur épithélium oxyde énergiquement et très rapidement l'indigo blanc, le leucodérivé du bleu de méthylène et le leucodérivé jaune du vert Janus ; il en est de même des cellules épithéliales des lames branchiostèges. Enfin les sternites de certains segments abdominaux oxydent également, mais d'une façon moins violente, les substances injectées ; ainsi, à la suite d'une injection d'indigo réduit, le 1^{er} sternite abdominal et la partie postérieure du 6^e, revêtus d'une cuticule épaisse, rigide, ne présentent pas de bleuissement, mais les sternites 2 à 5 et la partie antérieure du 6^e, à cuticule beaucoup plus mince, ont leur épiderme coloré par l'indigotine ; la teinte prise par le sternite 2, le plus étendu de tous, est particulièrement foncée. L'hématose doit donc s'effectuer également au niveau de certaines régions de la face ventrale de l'abdomen, qui suppléent ainsi l'appareil branchial réduit.

Je n'ai pas observé, quelques instants après l'injection d'indigo blanc, de bleuissement des trois dernières paires de pléopodes, qui joueraient, d'après certains auteurs, un rôle respiratoire.

Chez un exemplaire d'*Axius stirhynchus*, espèce hypogée comme les Callianasses, les branchies et la carapace ont seules oxydé l'indigo blanc.

Crevettes

2. Phyllobranches

La branchie des Carides (*Palæmonetes varians*), étudiée par ALLEN (1893), est composée d'un axe qui porte de chaque côté des lamelles aplaties, empilées régulièrement les unes au dessus des autres ; la structure de ces lamelles est analogue à celle des vésicules branchiales des Amphipodes et des Isopodes : deux assises épithéliales, recouvertes d'une très mince assise chitineuse, sont réunies entre elles par des colonnettes cytoplasmiques à tonofibrilles ; les cellules sont bourrées de très fines granulations, qui sont abondantes surtout à la base des piliers et dans les tractus situés entre deux piliers successifs, et qui manquent presque totalement dans le corps des piliers ; la cavité des lamelles renferme des éléments conjonctifs entre lesquels sont ménagées des lacunes sanguines.

Une structure analogue se rencontre dans les branchies des *Leander serratus*. Chez ces deux Crevettes, la structure des lames branchiostèges ne diffère pas essentiellement de celle que l'on rencontre chez l'Écrevisse.

A. EXPÉRIENCES AVEC DES ANIMAUX NORMAUX

Les tissus de ces Crevettes étant très transparents, on peut suivre avec netteté la marche des leucodérivés injectés dans le coelome, et repérer les endroits précis où ces substances sont oxydées.

a) *Indigo blanc*. — Lorsqu'on injecte à un *Palæmonetes* adulte quelques gouttes d'indigo blanc en perforant la région postérieure de l'abdomen sur la ligne médio-dorsale, le réactif se répand progressivement, en demeurant à l'état jaune, dans les lacunes sanguines de l'abdomen ; quelques secondes après, il a gagné le céphalothorax, qu'il teinte de jaune, puis arrive dans les houpes branchiales qui, d'abord jaunes, deviennent très rapidement vertes, puis bleuâtres, puis bleu marine très foncé, la coloration progressant rapidement de la base de chaque houppe vers son extrémité distale. On constate à l'état frais et sur des coupes de branchies prélevées à ce moment que l'indigo bleu est fixé sur des granulations cytoplasmiques des cellules épithéliales des lamelles ; la coloration est particulièrement intense autour de la gouttière afférente, qui longe le bord proximal de la lamelle ; le corps des piliers à tonofibrilles et les éléments conjonctifs demeurent incolores ; le plasma sanguin qui est dans la cavité des lamelles branchiales est légèrement bleui.

A peu près en même temps que l'indigo blanc est oxydé dans les branchies, il est transformé en indigo bleu dans les expansions latérales de la carapace (lames branchiostèges), surtout dans leur région antéro-dorsale et le long de leur bord libre ; comme chez l'Écrevisse, l'indigo bleu y est localisé dans les fines granulations cytoplasmiques de l'épithélium ; le plasma des lacunes sanguines est en outre légèrement coloré en bleu.

Enfin, à ce moment aussi, souvent même un peu plus tôt, on observe un bleuissement très net dans les régions où les sternites abdominaux s'articulent les uns avec les autres ; à ces endroits, le revêtement chitineux est mince, très transparent, mou, et forme une série de plages quadrangulaires nettement délimitées, séparées les unes des autres par une plaque chitineuse moins étendue, plus épaisse, au niveau de laquelle on ne constate, à ce moment, aucun bleuissement.

Le bleuissement des régions articulaires est dû à la localisation d'indigo bleu dans des granulations du cytoplasme des cellules épithéliales.

A un certain moment, les seules régions de la Crevette qui sont colorées en bleu sont les houppes branchiales, les lames branchiostèges et les articulations des sternites abdominaux ; ces trois catégories d'organes doivent être considérées comme étant le siège de l'hématose (des expériences viendront ultérieurement à l'appui de cette affirmation). Les autres régions du corps demeurent teintées en jaune pâle par l'indigo réduit répandu dans l'appareil circulatoire. Mais, au bout de quelques instants, les cavités du péricarde et du cœur bleuissent faiblement ; cette coloration gagne progressivement, de l'avant vers l'arrière, l'artère abdominale supérieure, puis les rameaux latéraux de ce vaisseau, puis les lacunes sanguines de la région abdominale ; les autres artères et rameaux qui s'en détachent doivent présenter un semblable bleuissement centrifuge, mais on ne peut le suivre avec netteté, soit parce que ces canaux sont trop peu importants, ou trop éloignés de la surface du corps, soit parce qu'ils sont recouverts par des téguments trop peu transparents. Cette coloration de l'appareil circulatoire est beaucoup moins rapide que celle des régions respiratoires ; lorsque le réactif n'est pas injecté en trop grande quantité, le bleuissement intéresse uniquement la lumière des vaisseaux et est dû à la présence dans le plasma sanguin de très fins granules d'indigo bleu ; ceux-ci doivent se former sous l'action de l'O fixé sur l'albuminoïde respiratoire dissous dans ce plasma ; le fait que le bleuissement apparaît en premier lieu dans les régions où le sang est le plus riche en O (lacunes des organes respiratoires, cœur, puis artères), pour gagner ensuite les endroits moins oxygénés (lacunes du corps) parle bien en faveur de cette hypothèse ; d'autres expériences viendront plus tard apporter une autre confirmation (1). Lorsque l'injection est trop abondante, les tissus sont tués au contact du réactif, et la paroi même du cœur et des vaisseaux peut se teindre en bleu d'une façon diffuse, surtout dans la zone interne, baignée par le sang ; il en est de même des éléments conjonctifs qui limitent les lacunes, et celles-ci peuvent même se colorer, dans ce cas, avant la région cardiaque.

(1) Cette oxydation du réactif par le plasma doit s'effectuer dès que le leuco est introduit, mais elle est très lente et ne commence à devenir perceptible qu'au bout de quelque temps. Le bleuissement doit se produire dans les vaisseaux efférents des branchies (vaisseaux branchio-cardiaques) avant d'apparaître dans le cœur et le péricarde, mais le fait n'a pu être vérifié chez l'animal vivant, ces vaisseaux étant trop petits et trop profonds.

Pas plus que chez tous les Crustacés examinés jusqu'à présent, je n'ai pu observer d'indigo bleu, peu de temps après l'injection, à l'intérieur des globules sanguins; lorsque, quelques minutes après l'opération, certains leucocytes en renferment, la substance forme des cristaux irréguliers peu nombreux qui se sont précipités au contact de l'eau entrée par le point d'injection, puis qui ont été phagocytés.

b) *Leucodérivé du bleu de méthylène*. — Des phénomènes analogues s'observent chez des *Palæmonetes* injectés de leucodérivé du bleu de méthylène : la substance est oxydée au bout de quelques secondes dans l'épithélium des articulations des sternites abdominaux, de la carapace et des branchies et ces organes se colorent par le bleu de méthylène régénéré, tandis que le reste du corps demeure absolument incolore; si, à ce moment, les régions du corps autres que les organes respiratoires ne bleussent pas, ce n'est pas parce que la substance injectée n'est pas arrivée jusqu'à elles : lorsqu'en effet on fend les régiments suivant une ligne médio-dorsale et qu'on plonge ensuite l'animal dans l'eau ordinaire, le leuco s'oxyde aussitôt et du bleu apparaît et colore les différents tissus situés entre les organes respiratoires et le point d'injection.

Quelque temps après que, chez un animal normal, les organes respiratoires ont bleui, l'appareil circulatoire se colore lentement, en suivant l'ordre qui a été indiqué à propos de l'indigo. Lorsque le leuco contient un fort excès de réducteur, les organes respiratoires régénèrent le bleu de méthylène plus tardivement que lorsqu'on emploie un leuco limite; il s'écoule aussi, dans ce cas, un temps très appréciable entre le bleuissement des cellules respiratoires et celui de la région cardiaque puis des artères : l'O₂ fourni par les organes respiratoires est d'abord utilisé à oxyder l'hydrosulfite en excès, et ce n'est qu'après que cet O se combine avec le leuco.

Si l'injection du leucodérivé est très peu abondante (2 gouttes), les organes respiratoires seuls bleussent : la presque totalité du réactif a été absorbée par leurs cellules épithéliales; l'appareil circulatoire ne contenant qu'une très faible quantité de leuco en excès, son bleuissement est imperceptible; cette expérience montre bien le grand pouvoir oxydant qu'ont les cellules respiratoires.

Chez les ♀ porteuses d'œufs, le bleuissement des sternites s'effectue sensiblement comme chez les ♀ normales; les lames ovigères ne présentent aucune coloration.

Tandis que l'indigo bleu est précipité dans les granules des épithéliums respiratoires, et qu'il y demeure sans modification apparente au moins pendant plusieurs jours, le bleu de méthylène y est à l'état

de solution et peut subir, nous le verrons plus loin, de nouvelles modifications.

c) *Leucodérivé du vert Janus*. — J'ai obtenu des résultats analogues en injectant du leucodérivé jaune du vert Janus : les épithéliums respiratoires rougissent en quelques secondes, puis devient visible la coloration rose du plasma sanguin.

Des injections de ces trois réactifs faites à des *Leander serratus*, *Crangon vulgaris*, *Processa canaliculata*, *Atyaephyra Desmaresti* m'ont donné des résultats tout à fait analogues.

d) *Ferrocyanure ferreux*. — Des *Atyaephyra* qui ont reçu dans le coelome du réactif employé par DE QUATREFAGES (1854) présentent au bout de quelques minutes un bleuissement très net des houppes branchiales ; le sel de fer est oxydé dans les lacunes sanguines des lamelles branchiales ; cette coloration apparaît progressivement et un peu plus lentement qu'avec les réactifs précédents. Le reste du corps a conservé la teinte blanc verdâtre qu'il a après injection du précipité (1) ; je n'ai pu constater de bleuissement très net de la face inférieure de l'abdomen, ni de la carapace (où le précipité n'a sans doute pas pénétré).

B. EXPÉRIENCES AVEC DES ANIMAUX ASPHYXIÉS, INTOXIQUÉS, ETC.

Le renouvellement de l'eau dans la chambre branchiale est assuré, comme l'on sait, par les mouvements du scaphognathite (H. MILNE-EDWARDS), aidé par les exopodites des pattes-mâchoires [BOHN (1899 et 1902)] ; on peut prévoir que, lorsque ces organes ne s'agitent plus, la respiration branchiale sera ralentie ; c'est ce que l'on constate avec toute évidence en injectant des leucodérivés à des animaux anesthésiés.

Expérience 1. — Cinq *Palæmonetes varians* sont placés dans un cristalliseur contenant de l'eau de mer additionnée de quelques cm³ d'éther sulfurique : au bout de quelque temps, les mouvements des scaphognathites se ralentissent ; lorsque, chez les *P.* 1, 2 et 3, ces organes battent 100 fois en 25 secondes (au lieu de 100 fois en 20 secondes comme chez les témoins), ces animaux reçoivent autant

(1) L'O fixé sur l'hémocyanine du plasma doit oxyder le réactif, mais le bleuissement qui en résulte est peu intense et le sel qui est dans les lacunes demeure verdâtre.

que possible la même quantité d'indigo blanc, puis sont placés dans l'eau de mer normale : les régions articulaires des sternites abdominaux bleuissent comme chez les individus normaux ; le bleuissement des branchies est normal chez 1, un peu plus pâle chez 2 et 3 ; la cavité du péricarde et celle du cœur se colorent quelque temps après.

Lorsque, chez le *P. 4*, les scaphognathites exécutent 100 battements en une centaine de secondes (à cadence très irrégulière), l'animal se couche sur le côté et devient blanc laiteux ; il reçoit alors quelques gouttes d'indigo réduit, puis est remis dans l'eau de mer normale ; les sternites abdominaux oxydent le réactif comme chez des animaux normaux, mais les branchies deviennent plus pâles encore que chez les *P. 2* et *3* ; ceci montre que lorsque l'oxygénation des houppes branchiales est réduite, l'oxydation du leucodérivé dans l'épithélium branchial est elle-même diminuée. Il n'y a pas de coloration appréciable de l'appareil circulatoire, ce qui montre une fois de plus que la présence d'indigo blanc dans le plasma sanguin dépend bien de la teneur de ce dernier en O ; lorsque l'hématose n'est assurée que par les sternites abdominaux (et, à un très faible degré, par les branchies), l'O est en trop faible quantité dans le sang pour déterminer un bleuissement perceptible de l'indigo blanc. Ceci montre aussi que les sternites abdominaux ne jouent qu'un rôle restreint dans l'hématose.

Le *P. 5* est laissé dans l'eau éthérée jusqu'à arrêt total des scaphognathites ; les pattes abdominales s'agitent encore faiblement ; après injection de quelques gouttes d'indigo réduit, l'animal est mis dans l'eau de mer normale ; après 5 minutes de séjour, les sternites abdominaux oxydent légèrement le réactif ; les branchies ne présentent aucun bleuissement, et demeurent teintées en jaune par le leuco qu'elles renferment.

Cette expérience a été renouvelée, pour vérification, sur un autre groupe d'animaux et m'a donné des résultats analogues.

Expérience 2. — Des *Palæmonetes* ne présentant aucun mouvement après séjour dans l'eau de mer éthérée reçoivent quelques gouttes d'indigo réduit, puis sont replacés dans l'eau de mer normale ; les animaux sont d'abord immobiles et les pulsations cardiaques sont imperceptibles ; les articulations sternales présentent un léger bleuissement quelques secondes après l'injection, mais la substance introduite demeure à l'état jaune dans les branchies et l'appareil circulatoire pendant une minute (chez les animaux normaux, l'indigo blanc est oxydé presque instantanément) ; au bout de ce temps, les scaphognathites s'agitent légèrement, et, à partir de ce moment, l'indigo bleu apparaît dans les branchies ; celles-ci verdissent, puis prennent une

teinte bleue de plus en plus foncée ; les mouvements du cœur deviennent perceptibles quelques secondes après l'agitation du scaphognathite ; la présence d'indigo bleu s'observe dans le péricarde et le cœur lorsque les branchies ont pris une coloration déjà assez prononcée.

Expérience 2 bis. — Trois *Atyaephyra Desmaresti* placées dans l'eau douce éthérée sont injectées d'indigo blanc quand elles sont totalement paralysées, puis replacées dans l'eau ordinaire ; ces Caridines demeurent d'abord immobiles, les articulations des sternites de l'abdomen bleuissent plus ou moins suivant les individus, mais les branchies restent jaunes ; puis, au bout de une ou deux minutes, pattes thoraciques et abdominales s'agitent, et les branchies bleuissent progressivement.

Expérience 3. — Deux *Palæmonetes* immobilisés par l'éther sont placés, après injection, non plus dans l'eau de mer normale comme précédemment, mais dans le liquide anesthésiant : les sternites abdominaux bleuissent légèrement quelques secondes après l'injection, mais le réactif n'est pas oxydé dans les branchies ; il en est ainsi, pendant les cinq minutes que l'animal demeure dans l'eau éthérée. Ceci met bien en évidence la propriété réductrice des tissus (EHRlich). Les deux Crevettes sont placées au bout de ce temps dans l'eau de mer normale ; une minute après environ, les scaphognathites et les exopodites des maxillipèdes s'agitent ; à partir de ce moment, les branchies commencent à bleuir. Le mouvement des scaphognathites s'accélère de plus en plus, et la coloration des branchies s'accroît ; mais la cadence des battements n'atteint pas celle que présente l'animal normal (au bout d'une demi-heure, elle est en moyenne de 100 coups en 60 sec., au lieu de 100 coups en 20 sec. chez les témoins) et cette coloration n'est pas aussi vive, une demi-heure après l'injection, que celle qu'on observe chez une Crevette normale au bout de quelques secondes. Après le bleuissement des branchies, on observe la coloration du plasma sanguin et le bleu des articulations sternales devient plus foncé.

On peut donc différer l'apparition de l'indigo bleu dans l'épithélium branchial chez les Crevettes paralysées par l'éther en prolongeant l'immobilité des scaphognathites et autres pièces buccales par séjour dans l'anesthésique ; les branchies ne sont à nouveau le siège de l'hématose que lorsque les appendices qui assurent le renouvellement de l'eau dans la cavité branchiale recouvrent leur activité à la suite de l'immersion dans l'eau non éthérée.

Expérience 3 bis. — Une expérience analogue a été faite sur des *Atyaephyra* : trois Caridines paralysées par un séjour dans l'eau douce éthérée sont placées pendant 10 minutes après l'injection de l'indigo

blanc dans le même milieu : les sternites abdominaux bleuissent, les branchies demeurent jaunes, mais quand on remet les animaux dans l'eau non éthérée, les appendices de deux d'entre eux s'agitent bientôt, et alors leurs houppes branchiales se colorent; la 3^e Caridine reste immobile au moins pendant une demi-heure et ses branchies demeurent jaunes pendant tout ce temps.

Expérience 4. — Il est à remarquer que, pendant la paralysie, les branchies des *Palæmonetes* ne demeurent pas absolument inactives; l'expérience suivante le montre : des Crevettes qui ont séjourné dans l'eau éthérée un certain temps après l'obtention de l'immobilité totale sont injectées d'indigo blanc, puis placées dans l'eau non éthérée; elles n'agitent plus leur scaphognathite, même après un séjour d'une heure dans ce milieu; immédiatement après l'injection, les sternites abdominaux étaient bleu pâle, les branchies demeurant jaunes; après une heure de séjour dans l'eau non éthérée, les sternites sont restés bleus, les branchies ont pris une légère teinte bleutée, indice d'un faible passage d'O provenant de la petite quantité d'eau qui a pénétré par capillarité dans la cavité branchiale.

Expérience 5. — On pourrait objecter que la diminution considérable de l'intensité de l'hématose dans les branchies des animaux anesthésiés n'est pas due à l'immobilité des scaphognathites et exopodites des maxillipèdes, mais à l'état général de la Crevette qui, lorsqu'elle est paralysée, consommerait moins d'O; l'absorption de ce corps par les sternites suffirait alors à entretenir la vie. L'expérience suivante réfute cette objection : des *Palæmonetes* paralysés totalement par l'éther sont injectés d'indigo blanc, puis replacés dans l'eau de mer éthérée; les sternites deviennent rapidement bleu pâle, les branchies demeurent jaunes; j'enlève aux Crevettes le branchiostégite gauche et replonge les animaux dans l'eau de mer normale : les branchies gauches, qui sont alors entourées d'eau aérée, bleuissent lentement et, au bout d'une demi-heure, la coloration devient analogue à celle des sternites, sans être toutefois, il s'en faut, aussi foncée que celle que présentent, au bout de quelques secondes, les animaux normaux (1). Pendant ce temps, le scaphognathite droit est demeuré immobile et les branchies droites sont restées jaunes.

(1) Ce bleuissement des branchies s'observe aussi lorsque, au lieu de sectionner la carapace, on se contente de soulever son bord libre sans le briser, de sorte qu'on ne peut attribuer le bleuissement uniquement à l'eau qui pourrait pénétrer par la surface de section. Le fait que les branchies peuvent bleuir assez fortement lorsqu'elles baignent dans l'eau aérée montre que, chez les Crevettes anesthésiées, l'hématose est moins intense, mais non annulée.

L'absence de bleuissement branchial chez les animaux anesthésiés est donc bien due au manque d'O dans l'eau de la cavité branchiale, manque produit par l'arrêt des appendices chargés de renouveler l'eau dans cette cavité.

Des expériences semblables, faites avec des Caridines, m'ont conduit à des résultats analogues.

Expérience 6. — On peut, par des moyens directs, mettre en évidence le rôle des scaphognathites et des exopodites des maxillipèdes. Lorsque l'on injecte une dose forte (0,5 cm³) d'indigo réduit ou de leucodérivé de bleu de méthylène à des *Palæmonetes* ou à des *Leander* de taille moyenne, immédiatement le mouvement des appendices qui assurent le renouvellement de l'eau de la cavité branchiale se ralentit considérablement, puis cesse tout à fait : les articulations des sternites abdominaux bleuissent, mais les branchies n'ont pas, au bout de quelques minutes, oxydé les réactifs injectés.

Chez les *Leander* et les *Palæmonetes* jeunes, l'extrémité des houppes branchiales dépasse légèrement le bord libre du bouclier ; lorsque ces animaux reçoivent une forte dose de leuco qui paralyse scaphognathites et exopodites, la partie recouverte des branchies demeure incolore ou légèrement bleutée, tandis que l'extrémité, qui baigne dans l'eau ambiante, bleuit avec autant d'intensité que les sternites abdominaux. Si alors on soulève le bouclier, les branchies sont baignées par l'eau ambiante sur toute leur longueur et la région branchiale, qui était primitivement incolore, bleuit à son tour. Au lieu de soulever le bouclier, on peut pratiquer une fenêtre dans sa région moyenne : les houppes branchiales qui sont à ce niveau bleuissent sur toute leur longueur, tandis que celles qui demeurent recouvertes ne prennent qu'une faible coloration.

Il peut arriver (cas d'un *Leander* adulte injecté de leucodérivé du bleu de méthylène) que les scaphognathites continuent à battre lentement pendant une dizaine de secondes après l'injection, et alors pendant ce temps les branchies prennent, lentement, une coloration bleu pâle ; puis les scaphognathites s'arrêtent complètement, et le bleuissement des branchies demeure ce qu'il était à ce moment.

Expérience 7. — J'enlève à trois *Leander* de taille moyenne le scaphognathite du côté droit ; 16 heures après, les animaux sont encore bien portants. L'un d'eux reçoit, sur la ligne médio-dorsale de l'abdomen, quelques gouttes d'indigo blanc ; le scaphognathite continue à battre activement ; les sternites abdominaux et les branchies gauches bleuissent comme chez une Crevette normale ; les branchies droites demeurent bleu très pâle, bien que les exopodites des maxilli-

pèdes continuent à s'agiter. Ceci montre que l'oxygénation de la cavité branchiale est assurée principalement par le scaphognathite, les exopodites des pattes-mâchoires ne jouant qu'un rôle accessoire.

Les deux autres *Leander*, encore bien vigoureux 22 heures après l'opération, sont injectés à ce moment d'indigo blanc, et se prêtent à des observations analogues aux précédentes.

Expérience 8. — Le scaphognathite droit est enlevé à deux *Leander* ; quelques minutes après, le scaphognathite gauche est sectionné ; les Crevettes, qui étaient bien vigoureuses avant la seconde opération, se déplacent alors péniblement. L'une d'elles reçoit à ce moment quelques gouttes d'indigo réduit : les sternites abdominaux bleuissent fortement, les branchies des deux côtés demeurent jaunes ; seule, leur extrémité, qui sort de la cavité branchiale, bleuit. Je détache la moitié postérieure du bouclier droit : les branchies qui sont mises à nu se colorent alors sur toute leur longueur, tandis que celles qui demeurent couvertes ne présentent pas de changement de coloration appréciable.

La seconde Crevette, placée dans l'eau de mer après la double amputation, devient complètement immobile au bout de 10 minutes ; injectée d'indigo réduit 3 heures plus tard, les sternites et les extrémités des branchies sont à peine teintés de bleu ; la partie recouverte des branchies demeure jaune et bleuit très légèrement lorsqu'on soulève le bouclier : chez cet animal, qui est certainement mort par asphyxie, les organes respiratoires mis au contact de l'O ne manifestent plus qu'un pouvoir oxydant insignifiant.

Résumé. — Lorsque l'oxygénation des branchies des Crevettes n'est plus assurée par suite de la paralysie ou de l'ablation des scaphognathites et des exopodites des maxillipèdes, les branchies n'absorbent plus d'O et l'oxydation des leucodérivés injectés n'est plus perceptible dans l'épithélium de ces organes ni dans le sang. Cette oxydation a lieu dès que les branchies sont, par soulèvement ou ablation du bouclier, mises en contact de l'eau aérée.

Ces résultats montrent que l'oxydation des leucodérivés est liée à l'absorption d'O dans le milieu ambiant et permettent de conclure que les organes qui sont le siège de cette oxydation (branchies, lames branchiostèges, sternites abdominaux) jouent un rôle dans l'hématose. Ils mettent

en évidence également le rôle des scaphognathites et des exopodites des maxillipèdes dans le renouvellement de l'eau dans la cavité branchiale.

Pagures et Galathées

Chez des *Eupagurus bernhardus* qui ont reçu 1 cm³ d'indigo blanc sur la ligne médio-dorsale de l'abdomen, les branchies deviennent bleu marine très foncé quelques secondes après l'injection ; comme chez les Crevettes, l'indigo bleu est fixé sur les granulations cytoplasmiques de l'épithélium des feuillets branchiaux ; la coloration est particulièrement foncée au voisinage du sinus afférent, et s'atténue à mesure qu'on se rapproche du sinus efférent. L'épithélium des expansions latérales de la carapace bleuit également au moment de l'injection, surtout dans la région antéro-dorsale, où les lacunes sanguines, particulièrement abondantes, forment un réseau très serré.

Comme chez les Crustacés étudiés précédemment, le plasma sanguin bleuit quelque temps après l'injection dans les lacunes des branchies et de la carapace, puis dans les différentes régions du corps.

L'assise chitineuse qui recouvre l'abdomen est relativement mince, surtout sur la face ventrale, et l'on pourrait croire qu'elle livre passage à l'O (1) ; pourtant l'on n'observe pas, comme chez les Carides, d'oxydation très rapide de l'indigo blanc dans cette région ; celle-ci verdit très lentement et devient bleue une demi-heure après l'injection, mais cette coloration est due à la formation d'indigo bleu dans le plasma sanguin.

Un Pagure adulte, à qui l'on a enlevé du côté droit le scaphognathite et les pièces buccales qui jouent un rôle analogue à cet appendice, demeure bien vigoureux au moins pendant 24 heures ; après avoir reçu à ce moment 0,5 cm³ d'indigo blanc, les branchies des côtés droit et gauche bleuissent à peu près avec la même intensité ; l'absence de scaphognathites ne semble donc pas avoir une influence notable sur la fonction respiratoire des branchies ; l'eau peut pénétrer facilement par le bord inférieur du branchiostégite et, surtout, par la large fente qui, après ablation des appendices, fait communiquer en avant la cavité

(1) Chez les Paguriens terrestres du genre Cénobite, il doit s'effectuer un passage d'O à travers les téguments abdominaux, notamment dans la région antéro-dorsale de l'abdomen, qui est richement vascularisée [BOUVIER (1890 b)].

branchiale avec le milieu ambiant. Chez les Pagures normaux, d'ailleurs, le scaphognathite est loin d'avoir l'activité et, toutes proportions gardées, les dimensions de celui des Carides.

L'épithélium des lamelles branchiales et des branchiostégites des *Galathea squamifera* oxyde rapidement l'indigo blanc et le leucodérivé jaune du vert Janus ; je n'ai pas observé ce phénomène dans les cellules épithéliales des sternites abdominaux.

Brachyours

Chez les Crabes (*Carcinus maenas*, *Cancer pagurus*, *Portunus puber* et *P. depurator*), l'épithélium des lamelles branchiales et celui de la carapace oxydent l'indigo réduit injecté dans le coélome ; dans la carapace, le bleuissement a son maximum d'intensité dans la région antérieure, près du foie ; les sternites abdominaux ne sont pas colorés.

Après avoir retroussé le 3^e maxillipède gauche d'un *Carcinus maenas*, j'ai sectionné de ce côté le palpe de la mandibule, les 2 lames cornées de la 1^{re} mâchoire, la 2^e mâchoire, le palpe et le flagellum des 3 maxillipèdes ; (le flagellum du 3^e maxillipède est demeuré en place, mais les muscles ont été sectionnés à sa base). L'animal a été remis dans l'eau pendant une demi-heure, puis a reçu 1,5 cm³ d'indigo blanc en perforant la ligne médio-ventrale de l'abdomen ; un quart d'heure après, les branchiostégites droit et gauche ont été sectionnés hors de l'eau : j'ai vu alors que les branchies droites étaient devenues bleu marine intense, tandis que celles de gauche avaient pris une coloration bleu pâle.

Cette expérience met en évidence le rôle du scaphognathite et autres appendices péribuccaux dans le renouvellement de l'eau à l'intérieur de la cavité respiratoire particulièrement bien fermée des Crabes.

* * *

Conclusions. — Chez les Décapodes, l'hématose s'effectue principalement dans les branchies, surtout au niveau des vaisseaux afférents des filaments ou lamelles branchiales ; les branchiostégites et parfois aussi (Carides) les articulations des sternites abdominaux jouent un rôle accessoire dans la respiration.

Les scaphognathites et autres appendices péribuccaux servent bien au renouvellement de l'O dans la cavité branchiale.

Chez les animaux anesthésiés ou tués par l'éther sulfurique, les échanges respiratoires sont atténués, mais pas supprimés.

CHAPITRE VII

LA RESPIRATION CHEZ LES ANNÉLIDES

Je n'ai pu mettre en évidence, chez la plupart des Annélides polychètes et oligochètes que j'ai étudiées, les points de pénétration de l'O en injectant aux animaux des leucodérivés; nous aurons l'occasion d'examiner plus loin les causes d'insuccès de cette méthode.

J'ai cependant obtenu des résultats constants chez les Aphroditiens (*Aphrodite aculeata* L.).

Aphrodite

a) *Historique*. — On a considéré pendant longtemps les élytres des Aphroditiens comme des organes respiratoires; HASWELL (1) a montré le premier en 1883 que ces appendices n'étaient pas creusés d'une cavité sanguine, comme on l'admettait jusqu'alors, mais que l'espace compris entre leurs deux parois était comblé par un tissu fibreux qui s'opposait à une active circulation sanguine; aussi cet auteur pense-t-il que ces lames ne sont pas le siège de l'entrée de l'O; telle est aussi l'opinion de DARBOUX (2) et de la plupart des zoologistes.

Les élytres des Aphroditiens sont portés par de gros tubercules appelés élytrophores, à l'intérieur desquels viennent se loger, chez l'*Aphrodite aculeata*, les ramifications de la partie dorsale du cœcum;

(1) HASWELL (W. A.). *Proceed. of the linn. Soc. New. South. Wales*, VII, 1883.

(2) DARBOUX (J. G) *Bull. Sc. Fr et Belg.*, XXXIII, 1900, p. 1 et *Tb. Sc. Paris*, 1899-1900.

sur les segments pourvus de cirres dorsaux, l'élytre manque et on trouve, à la place qu'occupe ailleurs l'élytrophore, une saillie appelée généralement tubercule dorsal ou t. branchial; chez l'*A. aculeata*, ce tubercule porte un rudiment d'élytre (KINBERG, DARBOUX) et pour cette raison DARBOUX le considère comme l'homologue de l'élytrophore. SAVIGNY, DE QUATREFAGES, GRUBE considèrent les tubercules dorsaux comme des branchies. DARBOUX (*op. cit.*) pense que tubercules dorsaux et élytrophores sont le siège de phénomènes respiratoires : le liquide cavitairé qui y pénètre est brassé par les cils péritonéaux et les contractions des cœcums du tube digestif; la minceur des parois de ces organes faciliterait les échanges avec l'eau ambiante, dont le renouvellement constant est assuré par l'agitation des élytres.

ROMIEU (1) prétend que l'entrée de l'O doit s'effectuer à travers les téguments amincis de la région dorsale de l'Annélide.

b) *Recherches personnelles.* — Lorsqu'on injecte 1,5 cm³ d'indigo blanc dans la cavité générale d'une *Aphrodite aculeata* de grande taille en perçant un parapode, on voit quelques minutes après que les élytres ne présentent aucun bleuissement, donc ne sont pas le siège de phénomènes d'oxydation; lorsqu'un de ces organes est détaché et dilacéré dans l'eau aérée, il n'apparaît qu'un léger bleuissement des tissus dans la région basilaire, ce qui montre que le réactif ne pénètre pas ou pénètre mal dans ces lamelles. Chez l'*Aphrodite* normale injectée de 1,5 cm³ du réactif précédent, les élytrophores et les tubercules dorsaux ne présentent pas non plus de bleuissement sensible; pourtant l'indigo réduit arrive bien à leur intérieur, à tel point que souvent il distend leurs parois et que, dans certains cas, celles-ci éclatent : le réactif fuse alors sur le revêtement feutré, où il s'oxyde et forme une traînée bleue; élytrophores et tubercules dorsaux demeurent jaunâtres pendant plusieurs minutes, teinte due à la présence de l'indigo blanc, puis, à la longue, ils prennent une teinte verdâtre qui devient bleuâtre au bout d'une demi-heure.

Mais si l'on soulève les élytres quelques secondes après l'injection du liquide dans un parapode, on constate que, tout le long de la ligne médio-dorsale, s'étend une mince bande bleu marine très foncée, très nettement délimitée et ayant au maximum quelques millimètres de large. L'examen de coupes transversales de cette région du corps montre que l'indigo bleu est localisé dans des cellules épidermiques de la ligne médio-dorsale (Pl. VII, fig. 28, A); on constate en outre que,

(3) ROMIEU (M.). *Arch. morphol. gén. et expér.*, fasc. 17, 1923.

immédiatement au-dessous de ces cellules, arrive un diverticule de la cavité coelomique ayant la forme d'un triangle isocèle (fig. 28, *I*) ; les deux côtés de ce triangle sont constitués par les deux muscles longitudinaux dorsaux *M* et *M'* qui (v. DARBOUX, *op. cit.*, p. 151) courent, bien distincts l'un de l'autre, de part et d'autre de la ligne médiane ; le troisième côté du triangle est représenté par l'épithélium tégumentaire ; cette lacune est encombrée par du tissu conjonctif à mailles lâches et communique par une fente assez étroite avec la cavité générale ; en cette région donc, le liquide cavitaire peut arriver au contact immédiat de l'épithélium tégumentaire ; cette lacune sous-épithéliale est remplie, quelques instants après l'injection d'indigo blanc, d'une quantité de granules d'indigotine : il s'effectue donc là une oxygénation active du liquide cavitaire et je pense que cette région du corps est le siège d'intenses échanges respiratoires. Cette surface d'échanges est, il faut le reconnaître, d'une faible étendue, mais les élytres, comme l'ont remarqué de nombreux auteurs, en assurent une aération très active et constante en produisant, par leur mouvement rythmique, un courant d'eau continué dirigé de l'avant vers l'arrière.

* * *

Conclusions. — L'entrée de l'O ambiant dans le milieu interne des Aphrodites ne doit pas s'effectuer par les élytres, ni au niveau des élytrophores et des tubercules dorsaux, comme certains auteurs l'ont pensé, mais le long de la ligne médio-dorsale du corps.

CHAPITRE VIII

LA RESPIRATION CHEZ LES SIPUNCULIENS

Les Sipunculiens ne possèdent pas, comme l'on sait, d'appareil respiratoire différencié ; étant donné la grande épaisseur de la cuticule tégumentaire, les auteurs nient en général la présence, chez ces animaux, d'une respiration cutanée ; ils supposent que l'hématose s'effectue au niveau du tube digestif, qui est parcouru par un courant d'eau créé par le battement des cils vibratiles de certaines cellules épithéliales.

Chez des *Phascolosma vulgare* Blainv. et *Phascolosma elongatum* Keferstein (des environs de Luc-sur-M.) ouverts 2 minutes après l'injection intracœlomique d'indigo réduit ou de leucodérivé de bleu de méthylène, je n'ai pas observé de bleuissement des téguments. Par contre l'épithélium cilié des cœcums, des cupules vibratiles et de la gouttière vibratile de l'intestin [CUÉNOT (1900)] renferment dans certaines régions, variables suivant les individus, et toujours peu étendues, de très fines granulations cytoplasmiques d'un bleu assez foncé. La coloration est fugace lorsqu'il s'agit de bleu de méthylène, mais, après injection d'indigo blanc, les granules d'indigo bleu précipités dans le cytoplasme persistent et forment des amas particulièrement denses au pôle cilié de certaines de ces cellules (v. Pl. VII, fig. 27, i).

Le passage de l'O doit donc s'effectuer, chez les Sipunculiens, à travers certains éléments du tube digestif.

Je n'ai pas observé de bleuissement des globules sanguins ; les globules qui renferment un albuminoïde respiratoire (hémérythrine), notamment, avaient conservé leur coloration normale chez les exemplaires que j'ai examinés ; mais il faut remarquer que l'oxydation

des leucodérivés dans l'épithélium intestinal des Phascolosomes est beaucoup plus lente et moins violente que dans les organes respiratoires des Arthropodes ; l'absorption de l'O doit donc être peu intense chez ces animaux (1) ; par suite, l'O est peut-être fixé en trop petite quantité sur les globules à hémérythrine pour que l'indigo bleu formé au contact de ce corps soit décelable deux minutes après l'injection de l'indigo blanc.

(1) CUÉNOT (1900-1901) a montré d'ailleurs, en faisant l'analyse des gaz du sang du *Sipunculus nudus*, que ce liquide a une valeur respiratoire assez faible comparativement à celle de l'hémoglobine et à celle de l'hémocyanine des Crustacés ; 100 cm³ de liquide coelomique de Sipuncle renferment de 1,9 à 2,4 cm³ d'O ; 100 cm³ de sang humain en renferment 26 cm³ et 100 cm³ de sang d'Écrevisse 3,5 cm³.

CHAPITRE IX

LA RESPIRATION CHEZ LES ÉCHINODERMES

La méthode des injections des leucodérivés ne permet pas, pour des raisons qui seront exposées plus loin (v. Chap. XII), de mettre en évidence chez les Astéries et les Echinides les régions où s'effectuent les échanges respiratoires. Par contre cette méthode donne des résultats intéressants chez les Holothuries.

Holothuries

a) *Historique.* — La plupart des auteurs attribuent une fonction respiratoire aux diverticules de la région postérieure du tube digestif, désignés généralement sous le nom d'organes arborescents ou de « poumons ». TIEDEMANN (1) a montré que ces organes sont irrigués par un courant d'eau qui, rythmiquement, entre puis sort par l'anus (2) ; si l'Holothurie (*Holothuria tubulosa*) séjourne dans l'eau salie par ses excréments, elle amène son anus à la surface de l'eau et fait entrer de l'air en nature dans ses organes arborescents ; cette manœuvre cesse lorsque l'animal est placé dans l'eau propre ; si la partie postérieure du corps de l'Holothurie est ligaturée de façon à empêcher l'entrée de l'eau, la mort survient au bout de quelques heures.

WINTERSTEIN (1909) a renouvelé ces expériences et a constaté que les Holothuries amènent leur cloaque à la surface de l'eau et y font

(1) TIEDEMANN (F.). *Anatomie der Rehrenholothurie, etc.* (Landshut, 1816, p. 11).

(2) Ces mouvements rythmiques ont été étudiés longuement par SEMPER (3), ROMANES et EWART (4), V. HENRI (5).

(3) SEMPER (C.). *Biol. Centralbl.*, xv, 1895, p. 394.

(4) ROMANES (G. J.) et EWART (J. C.). *Philos. Transact. London*, Part. III, 1882, p. 829.

(5) HENRI (V.). *C. R. Soc. de Biol.*, LV, 1903, p. 1314.

entrer de l'air en nature lorsque l'O dissous dans l'eau est raréfié ; cet auteur pense que les organes arborescents absorbent de l'O car si l'on ferme l'anus avec un bouchon de gomme, la quantité d'O consommé par l'animal diminue de moitié environ.

Les tentacules buccaux joueraient également, d'après SEMON (1) et autres auteurs, un rôle respiratoire particulièrement important chez les Synaptes.

En général on considère les appendices ambulacraires comme jouant un rôle important dans l'absorption de l'O.

b) *Recherches personnelles.* — Si l'on injecte 0,5 cm³ à 1 cm³ d'indigo blanc dans la cavité coelomique d'une Holothurie (*Cucumaria Lefevrei* Barrois ou *C. brunnea* Forbes), on constate aussitôt après que seules les vésicules ambulacraires sont colorées en bleu ; les tentacules buccaux et les organes arborescents, appelés généralement « poumons », ne présentent pas de bleuissement ; ceux-ci ne se colorent qu'après un séjour prolongé dans l'eau de mer aérée. On fait des constatations analogues si l'on dissèque la *Cucumaria* immédiatement après l'injection dans de l'eau de mer privée d'O par addition d'hydrosulfite de soude (de l'indigo blanc versé dans cette eau ne bleuit pas) ; dans ce milieu, les vésicules ambulacraires apparaissent seules colorées en bleu, aussi bien celles du bivium que celles du trivium, et elles conservent cette coloration pendant au moins une demi-heure.

Conclusions. — Je pense donc que les tentacules ambulacraires servent à l'absorption de l'O ambiant, mais ne puis affirmer que les organes arborescents et les tentacules buccaux jouent le rôle d'organes respiratoires ; ces derniers servent à la préhension des aliments ; quant aux organes arborescents, ils doivent avoir surtout une fonction hydrostatique et, accessoirement, excrétrice (voir POURTALES (2), BARTELS (3), HÉROUARD (4), SCHULTZ (5), BORDAS (6).

(1) SEMON (R.). *Mitteil. zool. Stat. Neapel*, VII, 1887, p. 272.

(2) POURTALES. *Proceed. Amer. Assoc. Adv. of Sc.*, 5th Meet., Washington, 1851, p. 712 (cité d'après LUDWIG).

(3) BARTELS (Ph.). *Zool. Anz.* XVIII, 1895, p. 493.

(4) HÉROUARD (E.). *Bull. Soc. zool. Fr.*, XX, 1895, p. 161.

(5) SCHULTZ (E.). *Biol. Centralbl.*, XV, 1895, p. 390.

(6) BORDAS (L.). *Ann. Mus. Hist. nat. Marseille*, V, 1897, Mém. 3.

CHAPITRE X

LA RESPIRATION CHEZ LES TUNICIERS

A. STRUCTURE DU SAC BRANCHIAL

Les auteurs sont d'accord pour attribuer à la branchie des Tuniciers une fonction respiratoire. La structure du sac branchial est bien connue depuis les travaux de ROULE (1884), VOGT et YUNG (1894), DAMAS (1901), effectués sur *Ciona intestinalis* L. Je rappelle brièvement la disposition de cet organe : la paroi du sac est constituée par une lame de tissu conjonctif creusée de sinus longitudinaux et transversaux se coupant à angle droit et recouverte sur ses deux faces d'une couche de cellules épithéliales ; les sinus dessinent des séries de rectangles à sommets émoussés, dont le fond est percé de grandes fenêtres. Les sinus longitudinaux s'étendent en général sans discontinuité d'une extrémité à l'autre de la branchie ; ils contractent des adhérences avec les sinus transversaux et communiquent avec eux ; à chacune de ces intersections, le sinus longitudinal porte une papille volumineuse, réniforme, qui fait saillie dans la cavité branchiale (papille branchiale) ; entre deux sinus longitudinaux successifs, et parallèles à ceux-ci, sont intercalés 7 à 8 cylindres longitudinaux (ROULE), qui communiquent avec des sinus transversaux et subdivisent chaque grande fenêtre en trémas ovalaires, allongés suivant l'axe du sac. Sans entrer dans les détails, retenons que les sinus longitudinaux, les cylindres longitudinaux et les sinus transversaux possèdent tous une structure histologique analogue : leur cavité centrale est limitée par une mince assise de tissu conjonctif recouverte par une couche de cellules épithéliales ; ces dernières sont de deux catégories : les unes, petites, aplaties ou cubiques, à cytoplasme très finement granuleux, sont dépourvues de cils vibratiles ; les autres, plus grandes,

cylindriques, à cytoplasme bourré de très fines granulations réfringentes, sont munies de cils vibratiles longs, très mobiles. Dans les cylindres longitudinaux, les cellules ciliées sont localisées surtout sur les faces latérales qui limitent les trémas (Pl. VIII, fig. 39, *E*); aux endroits où ces cylindres se mettent en rapport avec les sinus transversaux, ces éléments perdent en général leurs cils et deviennent cubiques (fig. 39, *c*).

Les papilles sont de simples excroissances des sinus; leurs cellules épithéliales sont cubiques; certaines, formant deux groupes diamétralement opposés, sont munies de cils soudés en membranelles [A. PRENANT (1919)]; leur cytoplasme est finement granuleux.

B. FONCTION DU SAC BRANCHIAL

a) *Historique*. — Si tout le monde pense que le sac branchial est le siège de phénomènes respiratoires, les auteurs ne sont pas d'accord lorsqu'il s'agit de préciser les régions du sac au niveau desquelles s'effectue l'hématose.

Pour ROULE (1884), l'échange des gaz entre l'eau ambiante et le sang renfermé par le lacis régulier de canaux à parois minces qui constitue le sac branchial « peut se produire à travers les parois de tous ces canaux, mais il est surtout localisé dans les cylindres fondamentaux longitudinaux, non seulement parce que leur paroi est plus mince, la différence sous ce rapport étant assez minime, mais aussi parce que la quantité de sang renfermée dans leur cavité est moins grande qu'ailleurs. »

MAURICE (1888) pense, avec SAVIGNY, VAN BENEDEN, GIARD, que les tentacules buccaux (= coronaux), dont la principale fonction doit être de tamiser l'eau qui entre dans la branchie, doivent aussi jouer un certain rôle dans la respiration des Ascidies.

Enfin VOGT et YUNG (1894) croient que les papilles branchiales augmentent la surface respiratoire du sac, et joueraient, elles aussi, un rôle dans l'hématose.

b) *Recherches personnelles*. — Les injections d'indigo blanc dans la cavité générale des *Ciona intestinalis* L. ne fournissent aucun renseignement sur la localisation des régions respiratoires (1): le réactif

(1) L'injection est faite dans le nucléus, après avoir pratiqué une petite fenêtre dans la tunique.

circule mal, bleuit lentement sur place, dans le plasma sanguin, sous l'action de l'O que renferme ce liquide et aussi, sans doute, sous celle de l'eau qui arrive à la longue par le point d'injection ; il se précipite sous forme de très fins granules mélangés à de gros cristaux extra-cellulaires d'indigo bleu ; finalement l'animal meurt et les organes se colorent en bleu d'une façon diffuse.

Si par contre l'on opère avec le leucodérivé du bleu de méthylène contenant un petit excès de réducteur, le produit peut arriver aux différents organes, en particulier au sac branchial, à l'état incolore. Au bout d'une ou deux minutes, le sac branchial présente un bleuissement très net, tandis que le nucléus est incolore.

L'examen sur le frais montre que le bleu de méthylène régénéré est localisé dans les cellules épithéliales qui bordent les trémas : cellules à cils vibratiles des faces longitudinales (fig. 39, *E*) et cellules non ciliées *e* des deux extrémités ; chaque fente branchiale est entourée ainsi par un mince cadre d'un bleu très vif. Le colorant est fixé sur les fines granulations cytoplasmiques, particulièrement abondantes dans certains éléments ciliés des faces longitudinales ; les noyaux demeurent incolores ; cependant lorsque le bleu de méthylène est trop abondant à l'intérieur d'une cellule, celle-ci peut être tuée, et alors le bleu qui colorait les granulations cytoplasmiques se porte sur le noyau.

Tous les trémas n'ont pas leurs parois également colorées : certains même ne présentent aucun bleuissement, ce qui s'explique si l'on considère avec ROULE que l'intensité du courant sanguin varie d'un tronçon de sinus à l'autre. Il est intéressant de remarquer que les éléments épithéliaux qui font face à la cavité du sac branchial ou à la cavité péribranchiale ne renferment pas de bleu, ou sont à peine colorés. Les petits sinus transversaux hyalins, appelés sinus transversaux de 3^e ordre par ROULE, et figurés en *B rm*, fig. 17 et 18 de la Pl. II par cet auteur, demeurent absolument incolores (1).

L'épithélium des *papilles branchiales* oxyde également le leucodérivé injecté ; le bleu de méthylène est fixé sur des granulations cytoplasmiques, abondantes surtout dans les éléments de la région distale de l'organe (v. Pl. VIII, fig. 38).

Les cellules épithéliales des *tentacules buccaux* oxydent également le leucodérivé dans leur cytoplasme.

(1) A noter que, d'après ROULE, ces sinus ne contractent jamais de rapports, comme le font les autres sinus transversaux, avec les sinus longitudinaux qui passent au-dessus d'eux.

Les parois du corps (tunique, épiderme et derme) ne présentent aucun bleuissement et ne doivent donc pas être le siège d'échanges respiratoires, comme l'a prétendu autrefois N. WAGNER (1866).

Si l'animal injecté n'est pas disséqué immédiatement, la coloration des cellules branchiales s'atténue progressivement puis disparaît ; nous reviendrons plus loin sur cette observation. On ne connaît rien de précis sur le rôle que peut jouer le sang des Tuniciers dans le transport de l'O. On a pensé que les globules sanguins pouvaient avoir une fonction analogue à celles des hématies des Vertébrés ; l'O serait sans doute fixé sur ces éléments par un chromogène qui renferme du vanadium [HENZE (1911)]. D'autres auteurs croient que l'O serait fixé sur un albuminoïde respiratoire : GRIFFITHS (1892) dit avoir extrait du sang des Ascidies, Molgules, Cynthies une globuline qu'il désigne sous le nom de « γ acroglobine » ; 100 gr. de ce corps pourraient, d'après cet auteur, fixer 149 cm³ d'O. Mais ces résultats n'ont pu être confirmés par WINTERSTEIN (1909) : le liquide qui s'écoule d'une blessure faite sous la tunique d'une Ascidie renferme, d'après cet auteur, moins d'O que l'eau de mer.

Je n'ai pu observer aucune coloration des globules sanguins chez les *Ciona* que j'ai examinées quelques minutes après l'injection de bleu de méthylène réduit ; par contre le plasma sanguin présente une légère coloration bleue due à l'oxydation du leucodérivé. Je pense donc que ce liquide joue un rôle dans le transport de l'O.

Chez les Tuniciers encore, on peut constater que l'oxydation du leucodérivé ne s'effectue pas dans les éléments qui se colorent par les réactifs classiques des oxydases où des peroxydases (1).

Des expériences analogues, faites sur des *Ascidia mentula* O. F. Müll., m'ont conduit à de semblables résultats ; la branchie de ces Ascidies oxyde le leucodérivé du bleu de méthylène injecté dans le nucléus beaucoup plus rapidement que celle des *Ciona* : le bleu apparaît autour des trémas quelques secondes après l'injection. Les cellules épithéliales qui limitent ces trémas sont plus volumineuses que les éléments homologues des *Ciona* ; leur cytoplasme est littéralement bourré de très fins granules sur lesquels est fixé le bleu de méthylène.

(1) GIARD (*C. R. Soc. Biol.*, [10], III, 1896, p. 483) signale un bleuissement du gaïac dans le manteau ; de même PORTIER (*Th. Méd. Paris*, 1897) ; CANTACUZÈNE (*C. R. Soc. Biol.*, LXXIV, 1913, p. 633) observe un bleuissement de cette substance dans certains amibocytes ; M. PRENANT (1924 a) décèle à l'aide de la benzidine, chez les Tuniciers adultes, une peroxydase dans des cellules épithéliales qui bordent l'endostyle et dans certains globules sanguins.

Conclusions. — L'O qui sert à l'hématose pénètre, chez les Ascidies, à travers les cellules, ciliées ou non, qui servent de parois aux fentes branchiales; tous ces éléments ne semblent pas actifs en même temps.

L'hématose se fait également dans les papilles branchiales et les tentacules buccaux. Il n'y a pas de respiration tégumentaire.

L'O doit être transporté par le plasma sanguin.

CHAPITRE XI

LE NOYAU JOUE-T-IL UN RÔLE

DANS LES OXYDATIONS VITALES ?

Certains auteurs ont attribué au noyau cellulaire un rôle actif dans les phénomènes d'oxydation. J. LOEB (1899), s'appuyant sur le fait que SPITZER (1897) a pu extraire des tissus des substances nucléo-protéidiques qui fonctionnent comme agents catalyseurs activant l'O dans les tissus (« Sauerstoffsüberträger »), prétend que le noyau est l'élément respiratoire de la cellule ; les fragments de cellule privés de noyau ne régénèrent pas, dit-il, parce qu'ils sont privés d'O. LILLIE (1902) a essayé également de mettre en évidence ce rôle oxydant du noyau par divers réactifs, qui, après oxydation, colorent surtout la surface de contact entre le noyau et le cytoplasme.

UNNA (1911) soutient une opinion analogue : des coupes de divers organes étant plongées dans le blanc de rongalite (leucodérivé obtenu en réduisant le bleu de méthylène par la rongalite), les tissus ne se colorent pas, parce que, dit-il, la rongalite est en excès ; mais si l'on élimine ce corps en lavant les coupes à l'eau privée d'O, les noyaux bleussent, donc ils sont oxydants ; le cytoplasme de différentes cellules aurait d'ailleurs une propriété analogue, mise en évidence par le même procédé. FISCHER (1913), en utilisant comme réactifs la benzidine et la toluidine, attribue un pouvoir oxydant à tous les noyaux en général.

Les expériences de UNNA ont été reprises par divers auteurs, notamment par SCHMIDT (1912), H. SCHNEIDER (1914), OELZE (1914 *a* et *b*), qui critiquent le principe de la méthode ; les motifs qu'invoque OELZE ne sont pas valables [v. Marcel PRENANT (1924 *a*)] ; plus sérieuses sont les objections de SCHMIDT et de SCHNEIDER : on n'observe aucune coloration du noyau lorsque la préparation est maintenue constam-

ment à l'abri de l'air, mais la teinte bleue apparaît dès que la préparation est aérée. Les expériences récentes de M. PRENANT (1924 a) montrent cependant que, lorsque le procédé de UNNA est correctement appliqué, on obtient des images qui coïncident avec celles que donnent d'autres méthodes classiques de recherches des oxydases et peroxydases : chez un grand nombre de Vertébrés et d'Invertébrés, le noyau oxyde très généralement, mais avec une intensité variable, le réactif d'UNNA ; en outre, au bout d'un temps plus ou moins long *après la mort*, le noyau oxyde souvent aussi le réactif de Madelung (benzidine) ; ce résultat n'a parfois été obtenu par PRENANT qu'après macération de 24 heures au moins dans l'acide acétique à 1 %. L'auteur signale, il est vrai, que chez un petit nombre d'Invertébrés (le Nématode *Enoplus*, quelques Rotifères), chez les leucocytes polynucléaires de l'Homme et quelques cellules végétales, la coloration par la benzidine ou la tolidine en présence d'eau oxygénée a lieu bien plus tôt ; mais, dans ces derniers cas, peut-on affirmer que le noyau n'est pas particulièrement fragile et altéré par l'acide acétique et l'eau oxygénée qui entrent dans la composition du réactif ? Il ne semble donc pas, et PRENANT fait aussi cette restriction, que le pouvoir oxydant nucléaire décelé par ces méthodes ait quelque chose de commun avec les oxydations intimes et vitales de la cellule.

Les résultats obtenus avec des cellules *vivantes* doivent donc seuls être retenus. Or ce n'est que dans des cas tout à fait exceptionnels que l'on a observé dans ces conditions des phénomènes d'oxydation nucléaire. MANQUAT (1924) a signalé que le carmin d'indigo introduit dans la cavité générale de *Perca fluviatilis* traverse, comme c'est la règle générale chez les Poissons, le cytoplasme de l'épithélium des canalicules rénaux à l'état de leucodérivé et réapparaît à l'état coloré dans la lumière des canalicules ; mais, cas particulier chez la Perche, le leucodérivé, au contact des noyaux de l'épithélium, est oxydé par ceux-ci et régénère le colorant primitif : les noyaux se teignent en bleu ; cette coloration nucléaire s'atténue progressivement à mesure que s'effectue l'élimination de la substance injectée et, finalement, elle disparaît complètement ; pendant tout ce temps, l'animal demeure très bien portant. KOWALEVSKY (1892) avait observé déjà un bleuissement analogue des noyaux des tubes de Malpighi chez divers Myriapodes (Scutigère, Scolopendre, Lithobie, Géophile, Iule) auxquels il avait injecté du carmin d'indigo ; ici encore, les noyaux se décoloraient à mesure que s'effectuait l'excrétion du produit ; ce phénomène, qui n'avait pas été compris par KOWALEVSKY, s'explique de la même façon que celui qui a été étudié par MANQUAT.

A part ces exceptions, les expériences des auteurs qui opèrent

sur des tissus *vivants* parlent en faveur d'une localisation cytoplasmique des phénomènes d'oxydations vitales. C'est ainsi que PROWAZEK (1903) constate, en faisant vivre des Paramécies dans du rouge neutre réduit (jaune pâle) que seuls les granules endoplasmiques se colorent au rouge foncé (teinte du rouge neutre normal), même si le noyau des Infusoires a été enlevé; des résultats analogues lui ont été fournis par des œufs d'Oursin.

De même VERWORN (1904) observe qu'un fragment anucléé d'Infusoire (*Bursaria truncatella*) peut vivre aussi longtemps que le fragment pourvu du noyau, et par conséquent respire aussi bien que ce dernier; deux morceaux, l'un nucléé, l'autre anucléé, de *Spirostomum ambiguum* conservés dans de l'air normal additionné d'azote sont asphyxiés tous deux à peu près en même temps qu'un Spirostome intact; si l'on introduit dans cette atmosphère de l'air ordinaire quand les mouvements commencent à se ralentir, les deux fragments reprennent vigueur sensiblement au même moment, pour s'intoxiquer à nouveau simultanément quand on réintroduit de l'azote.

Plus récemment, REED (1915) a montré qu'il n'y a pas de relation entre le pouvoir oxydant de la cellule (mesuré par la formation de granules d'indophénol) et les surfaces intracellulaires (surface du noyau, surface des plastides, membrane cellulaire); si l'on coupe des cellules animales ou végétales en deux parties, on constate que, dans la portion dépourvue de noyau, les granules d'indophénol se forment aussi vite que dans le fragment nucléé.

Ces faits montrent donc que l'absorption d'O et aussi la formation du CO² s'effectuent, chez les êtres unicellulaires tout au moins, uniquement dans le cytoplasme; le noyau ne joue aucun rôle dans les oxydations vitales; il ne sert même pas à emmagasiner l'O, puisque les fragments nucléés et anucléés des Infusoires meurent en même temps.

Les expériences que j'ai effectuées chez les divers groupes d'Invertébrés examinés dans ce travail permettent de conclure dans le même sens. A la suite d'une injection modérée d'indigo blanc ou de leucodérivé du bleu de méthylène, les seuls éléments de l'appareil respiratoire *demeurés vivants* qui sont capables de fixer de l'O sur la substance introduite sont des formations cytoplasmiques (granules et sphérules); les noyaux demeurent incolores; granules et sphérules ne sont pas plus denses ni plus intensément colorés au voisinage des noyaux; ces derniers ne doivent pas jouer un rôle direct dans le phénomène de la respiration.

CHAPITRE XII

CAUSES D'INSUCCÈS DANS L'EMPLOI DE LA MÉTHODE DES INJECTIONS DE LEUCODÉRIVÉS

La méthode qui a été utilisée dans les expériences précédentes permet de déceler chez divers animaux les régions du corps où pénètre l'O respiratoire ; mais elle ne peut être employée avec succès chez les représentants de tous les groupes zoologiques. Pour arriver à des résultats constants, il faut que le leucodérivé injecté arrive à l'état réduit au contact des cellules respiratoires. Nous avons vu (p. 51) que cette substance n'est pas oxydée dans des organes qui, comme les trachéobranchies de diverses larves aquatiques d'Insectes, doivent jouer un rôle respiratoire, parce que ces organes ne sont pas irrigués par le sang : le leucodérivé ne peut pénétrer à leur intérieur ; nous ne reviendrons pas sur ce cas. Il est d'autres causes d'échec que nous allons examiner : 1° le réactif peut être absorbé par les organes excréteurs très rapidement, avant qu'il arrive aux organes respiratoires ; 2° le réactif peut être oxydé dans le sang avant d'arriver aux organes respiratoires soit parce que la circulation sanguine est très lente, soit parce que le sang est riche en oxygène.

I. Excrétion très rapide du réactif

1. Les cellules excrétrices éliminent le réactif en l'oxydant

a) *Crevettes*. — Chez tous les animaux qui ont été étudiés dans ce travail, les leucodérivés injectés pénètrent, avons-nous dit, dans les différents tissus et ne sont oxydés que dans ceux qui renferment de l'O. Cette oxydation s'effectue en premier lieu dans les organes respi-

ratoires ; ce fait s'observe avec facilité et netteté chez des animaux transparents comme les Crevettes : lorsque l'on injecte dans la région postérieure du corps de ces Crustacés quelques gouttes de bleu de méthylène réduit on constate, à un moment donné que seules les branchies ont oxydé le leucodérivé et sont colorées en bleu ; mais un peu plus tard, on observe que le bleuissement apparaît dans le plasma sanguin et dans les *organes excréteurs* : le saccule du rein antennaire notamment absorbe la substance injectée en l'oxydant et, par suite, en régénérant la coloration bleue ; quelques minutes après l'injection, cet organe est bleui avec autant d'intensité qu'après injection de bleu de méthylène non réduit à une Crevette normale [v. CUÉNOT (1895)] ; au bout de quelque temps on trouve en outre, comme l'a signalé CUÉNOT, des concrétions de bleu en divers endroits du corps, notamment dans les muscles qui font mouvoir les appendices abdominaux. On peut faire des constatations analogues en injectant à des Crevettes du leucodérivé jaune du vert Janus : le saccule du rein antennaire absorbe très rapidement le leucodérivé injecté, l'oxyde et se colore en un beau rouge vif quelques secondes après l'apparition de cette coloration dans l'épithélium branchial. La substance absorbée par les cellules excrétrices est donc oxydée par ces éléments ; ce phénomène semble d'ailleurs être très général : le bleu de méthylène non réduit que l'on injecte à un animal est, on le sait, réduit au contact des tissus et circule à l'état de leucodérivé, mais ce leucodérivé formé *in vivo* colore en bleu, lorsqu'il traverse les cellules excrétrices, le chondriome de ces cellules ; le fait a été étudié par TURCHINI (1) chez les Vers, les Crustacés, les Mollusques, les Batraciens, les Mammifères ; par FRANKENBERGER (2) chez le Porc ; par VERNE (3) chez les Poissons lophobranches ; par POISSON (1924) chez les Insectes hémiptères : le siège de l'oxydation serait donc au niveau du chondriome de ces éléments excréteurs ; cette oxydation, la chimie la réclame pour la synthèse de produits d'excrétion, notamment des bases puriques (TURCHINI) (4).

(1) TURCHINI (J.). *Th. Méd. Paris*, 1919 ; *Arch. Morphol. gén. et expér.*, fasc. 11, 1922 et fasc. 18, 1923.

(2) FRANKENBERGER (Z.). *Bull. internat. Ac. Sc. Bohême*, 1921 (cité d'après TURCHINI).

(3) VERNE (J.). *Arch. Anat. micr.*, XVIII, 1922, p. 357.

(4) D'après de récentes observations de AVEL (*C. R. Soc. de Biol.*, XCII, 1925, p. 870), qui demandent à être vérifiées, les colorants vitaux ne marqueraient pas leur passage à travers les cellules excrétrices vivantes par la coloration des mitochondries ; les granulations cytoplasmiques colorées par les substances qui traversent ces éléments ne seraient pas de nature chondriosomique.

Tout au début donc, le rein antennaire élimine le leucodérivé qui vient d'être injecté ; mais, nous l'avons vu, le leucodérivé est à la longue oxydé par l'O fixé sur l'hémocyanine du plasma, et la coloration bleue réapparaît dans le sang ; la substance subit alors un sort analogue à celui du bleu de méthylène non réduit que l'on injecte à une Crevette normale : il est réduit lentement au contact des tissus (EHRlich), la coloration bleue de l'animal s'atténue et c'est ce leucodérivé que, quelque temps après l'injection, le rein antennaire élimine.

b) *Insectes*. — Chez les Insectes, j'ai observé également, quelque temps après l'oxydation de l'indigo blanc dans les cellules respiratoires, la présence d'indigo bleu dans les cellules excrétrices (néphrocytes péricardiaux et prothoraciques et certains segments des tubes de Malpighi). Dans les néphrocytes, la substance est fixée par des sphérules très réfringentes (Pl. II, fig. 5, s), pigmentées en vert chez les *Carausius morosus* normaux, et disséminées entre les vacuoles qui absorbent le carminate d'ammoniaque. Après injection de rouge neutre à un *Carausius* normal, ces grains absorbent le colorant, de même d'ailleurs que les vacuoles à carminate ; ils représentent sans doute un état primitif de ces vacuoles et je pense que la fixation de l'indigo blanc par ces formations est un phénomène d'excrétion.

c) *Chilopodes*. — J'ai constaté également que les néphrocytes péricardiaux et les tubes de Malpighi des Chilopodes éliminent l'indigo blanc en les oxydant : la coloration bleue réapparaît dans ces organes.

d) *Acariens*. — Des observations analogues ont été faites chez les Acariens : un quart d'heure environ après l'oxydation de l'indigo blanc par les cellules trachéolaires et l'épithélium trachéen de l'*Argas reflexus*, il apparaît un léger bleuissement de certaines sphérules incluses dans le cytoplasme des néphrocytes : l'indigo réduit a été absorbé par ces cellules, puis a été oxydé dans leur cytoplasme.

Donc, chez les Arthropodes (Crustacés, Insectes, Chilopodes, Arachnides), certaines cellules excrétrices éliminent le leucodérivé injecté, l'oxydent et régénèrent le colorant primitif. Le bleuissement de l'indigo blanc ou du bleu de méthylène réduit dans les cellules rénales peut donc, on le voit, être au premier abord une cause d'erreur dans l'étude du phénomène qui nous occupe, mais il est facile d'en faire la discrimination ; d'ailleurs chez les animaux anesthésiés et injectés de leucodérivés, l'intensité de la coloration des organes excréteurs ne diminue pas d'une façon très sensible, tandis que celle des organes respiratoires, nous l'avons vu, peut décroître au point de devenir imperceptible (cas des Crevettes séjournant dans l'eau éthérée).

2. Les organes excréteurs absorbent

le réactif avant qu'il arrive aux organes respiratoires

Chez les Arthropodes étudiés, le leucodérivé injecté dans le coelome est éliminé d'une façon relativement lente par les organes excréteurs. Mais il n'en est pas toujours de même : il peut se faire que l'absorption de la substance par les cellules rénales s'effectue d'une façon excessivement rapide ; le sang est alors débarrassé très vite, presque immédiatement, du réactif, et celui-ci ne peut arriver aux organes respiratoires. Ces derniers, pour cette raison, ne peuvent donc être mis en évidence par la méthode employée.

C'est ce que l'on peut observer chez certains Mollusques gastéropodes, les Buccins par exemple : lorsque l'on casse la coquille d'un *Bucinum undatum* L. (1) immédiatement après avoir injecté 1 cm³ d'indigo blanc dans le pied de l'animal, on voit que la néphridie possède une magnifique coloration bleu marine très foncée, due à la présence d'indigo bleu ; les différents organes examinés (branchie, organe de Spengel, foie, glande génitale, etc.) sont incolores ; seuls les muscles pédieux présentent une teinte bleue diffuse dans le voisinage immédiat du point d'injection ; de plus, à la surface du pied et du manteau, on observe des traînées de mucus extracellulaires légèrement bleues. Si l'on injecte à un animal semblable une dose double d'indigo blanc (2 cm³), le rein présente au bout de quelques secondes (le temps de fendre la coquille) la même coloration bleu intense ; mais, dans ce cas, l'organe est sans doute « saturé » du réactif et laisse dans le sang une faible quantité de leucodérivé, qui est oxydée dans certaines cellules ciliées des lamelles branchiales ; dans ces éléments, l'indigo bleu est fixé sur des granulations cytoplasmiques disséminées entre le noyau et la base des cils ; l'organe de Spengel est demeuré incolore, de même que les divers tissus examinés ; comme dans le cas précédent, quelques

(1) Le nom de genre a été adopté par LINNÉ (*Syst. nat.*, T. 1, pars VI, p. 3469), qui l'écrit *Buccinum* ; cette orthographe, admise par la presque totalité des auteurs, semble défectueuse : le mot *bucina* (de *bos* = bœuf et *cano* = jouer de la corne) qui, chez les Latins, désignait la conque des Tritons, le cornet des bouviers, s'écrit avec un *c* ; de même *bucinum*, qui désignait le son de la trompette et (PLINE) le « coquillage employé pour la teinture ». Pourtant, dans quelques manuscrits et inscriptions, on écrit, paraît-il, *buccina* et *buccinum* ; ainsi orthographiés, les mots sembleraient dériver de *bucca* (bouche). J'adopte l'orthographe *Bucinum*, qui paraît la plus logique et qui a été de beaucoup la plus employée dans l'Antiquité.

traînées de mucus sont légèrement bleuies. Immédiatement après l'injection de 2 cm³ de bleu de méthylène réduit ou de leucodérivé jaune du vert Janus, le colorant régénéré colore d'une façon très intense la néphridie ; les autres organes demeurent incolores.

L'élimination rapide des leucodérivés par les organes excréteurs peut donc dans certains cas être une cause d'insuccès dans les recherches qui nous occupent.

II. Oxydation du réactif par le liquide cœlomique

Une autre cause d'insuccès se rencontre chez les animaux à circulation humorale peu intense ou à liquide sanguin riche en O₂ ; dans les deux cas, le leucodérivé est oxydé par le sang avant qu'il parvienne aux organes respiratoires.

1. La circulation humorale est peu intense

Échinodermes

C'est le cas, par exemple, de certains Échinodermes (Astéries et Échinides).

a) *Astéries*. — Quelques minutes après avoir injecté 2 cm³ d'indigo blanc dans la cavité cœlomique d'une Astérie (*Asterias rubens* L.) de taille moyenne, on observe extérieurement un bleuissement très rapide des branchies cutanées voisines du point d'injection ; mais si l'on examine ces organes au microscope, on voit que la coloration est due à la présence dans leur cavité de gros cristaux irréguliers d'indigo bleu ; leur épithélium a conservé son aspect normal. Si l'on dissèque l'animal, on ne constate aucun bleuissement des organes internes ; seules quelques vésicules ambulacraires situées près du point d'injection ont une teinte bleue diffuse, sans signification physiologique (adsorption par des tissus mortifiés) ; on trouve, flottant dans la cavité générale ou accolées au péritoine, des masses plasmodiales formées par la réunion d'amibocytes à longs pseudopodes qui ont leur cytoplasme bourré de gros grains d'indigo bleu. Chez les Astéries, le liquide cœlomique n'est mis en mouvement que par les cils vibratiles du revêtement péritonéal ; le leucodérivé injecté est donc peu brassé et est oxydé lentement sur place par la faible quantité d'O₂ que renferme ce liquide ; d'où la formation des cristaux volumineux d'indigo bleu qui sont ensuite phagocytés par les amibocytes et qui peuvent, près du point d'injection, obturer la cavité des branchies cutanées.

b) *Échinides*. — J'ai observé une telle oxydation sur place de l'indigo blanc dans le liquide cœlomique des Oursins (*Psammechinus miliaris* Gmelin)(1); chez ces animaux, je n'ai pas constaté, même un quart d'heure après l'injection du réactif dans la grande cavité cœlomique, de bleuissement des vésicules ambulacraires; dans certains cas, celles qui sont voisines du point d'injection présentent un léger bleuissement, sans doute parce qu'elles ont été en contact avec du leucodérivé; cependant cette coloration est souvent diffuse et semble bien due à une adsorption du colorant par les tissus mortifiés. De volumineuses masses plasmodiales formées d'amibocytes bourrés de gros grains d'indigo bleu encombrant la cavité générale. Les amibocytes à échinochrome ne présentent aucun bleuissement. Après injection du leucodérivé, je n'ai pas non plus observé de bleuissement des branchies buccales.

On peut, au premier abord, être surpris par le fait que le liquide cœlomique des Oursins, qui ne renferme qu'environ 0,5 % d'O, ayant une pression de 2,6 à 5,9 atm., oxyde les leucodérivés injectés avant que ceux-ci arrivent au contact des organes respiratoires, tandis que chez les Holothuries, qui ont en général, semble-t-il, un liquide cavitaire plus riche en O (ce corps, d'après FREDERICQ, a une pression de 11 à 12,8 atm. dans le liquide cœlomique d'*Holothuria Polii*, de 1 à 5,4 atm. dans celui d'*Holothuria tubulosa*), les leucodérivés peuvent, nous l'avons vu précédemment (voir page 167), venir au contact des organes respiratoires à l'état réduit et être oxydés par eux. Il faut croire que, chez les Holothuries, le liquide cavitaire est brassé plus activement que chez les Astéries et les Échinides; ce brassage est dû aux déformations des parois, peu rigides, du corps et aussi aux variations de la pression interne causées par l'entrée et la sortie de l'eau dans les organes arborescents.

2. — Le liquide cœlomique est riche en oxygène

C'est le cas de divers Mollusques à hémocyanine et aussi de la plupart des animaux dont le sang renferme de l'hémoglobine (certaines Annélides, larves de Chironomes, Vertébrés).

(1) On sait que le sang des Oursins est très pauvre en O [MOURSON et SCHLAGDENHAUFEN (*C. R. Ac. Sc.*, xcv, 1882, p. 791)]; des analyses plus récentes ont montré que le liquide cœlomique de *Paracentrotus lividus* renferme environ 0,5 % d'O d'après CUÉNOT (1900-1901); celui de *Sphaerechinus granularis* et de *Paracentrotus lividus* en renferme de 0,52 à 0,63 % d'après WINTERSTEIN (*Biochem. Zeitschr.*, XIX, 1909, p. 384); la pression de l'O dans ce liquide serait, chez ces deux espèces, de 2,6 à 5,9 atmosphères d'après FREDERICQ (*Arch. internat. Physiol.*, x, 1911, p. 391). Malgré cette faible teneur du sang en O, les leucodérivés sont oxydés avant qu'ils arrivent aux organes respiratoires parce que le brassage du liquide cœlomique est faible chez ces animaux.

1. *Gastropodes pulmonés*

Chez les Escargots (*Helix aspersa* Müll.), on observe une oxydation rapide des leucodérivés par le plasma sanguin : si l'on injecte 0,5 cm³ d'indigo bleu ou de bleu de méthylène à un de ces animaux adultes à la base du pied, on voit 2 ou 3 secondes après que les tissus superficiels prennent une légère coloration bleue, qui devient intense au bout de quelques instants; une demi-minute après l'injection, le pied et le manteau sont fortement bleuis et l'animal laisse échapper un mucus légèrement teinté de bleu; les tissus du poumon ne présentent pas une coloration plus intense que ceux des régions voisines; l'examen de coupes histologiques montre que le colorant est localisé dans les lacunes circulatoires : le leucodérivé est oxydé par le liquide sanguin avant qu'il arrive dans le poumon, et c'est à l'état coloré qu'il pénètre dans les lacunes de cet organe. Parfois la néphridie peut éliminer une faible quantité de leucodérivé, qui est oxydé dans les cellules et colore ces éléments en bleu très pâle.

2. *Gastropodes nudibranches*

J'ai abouti également à un échec chez les Nudibranches; le leucodérivé jaune du vert Janus ou l'indigo blanc injecté dans le coelome des Doris (*Archidoris tuberculata* L.) est oxydé immédiatement sur place, et l'animal rejette abondamment du mucus qui est coloré soit en rouge vineux par le colorant qui résulte de l'oxydation du leucodérivé jaune du vert Janus, soit en bleu pâle par l'indigotine; chez une Doris de grande taille qui avait reçu quelques minutes auparavant 2 cm³ de leucodérivé du vert Janus dans le coelome, j'ai observé en divers endroits du corps une magnifique coloration rouge des boules de mucus renfermées dans le cytoplasme des cellules muqueuses. Ici encore, le leucodérivé est oxydé avant d'arriver dans les branchies et celles-ci ne sont colorées que très tardivement (1/4 d'h. à 1/2 h.) et très faiblement par le colorant qui a été régénéré ailleurs et qui est dilué dans le plasma sanguin des lacunes branchiales; l'épithélium des branchies conserve son aspect normal.

3. *Gastropodes diotocardes*

J'ai obtenu des résultats analogues en opérant avec des Patelles (*Patella vulgata* L.) : l'indigo blanc injecté dans le pied bleuit rapidement et, suivant la quantité de liquide introduite, suivant la position

du point d'injection, le leucodérivé arrive en quantité plus ou moins grande et plus ou moins rapidement aux branchies; dans certains cas, il est tout entier oxydé dans les lacunes sanguines du pied, et c'est déjà à l'état oxydé, donc coloré, qu'il pénètre par la suite dans celles du manteau et des branchies; dans d'autres cas (injection abondante ou circulation rapide du réactif), une partie seulement du leucodérivé est oxydée dans les lacunes de la région pédieuse et une certaine quantité peut alors arriver à l'état réduit dans les lacunes des branchies, pénètre dans l'épithélium de ces organes et est oxydée au niveau de fines granulations cytoplasmiques.

4. *Lamellibranches*

Chez les Lamellibranches (*Anodonte*, *Unio*, *Pecten*), j'ai fait de semblables constatations : lorsqu'on injecte à un *Pecten maximus* L. de taille moyenne un cm^3 d'indigo blanc dans la masse pédieuse, la région voisine du point d'injection présente, aussitôt après l'opération, une vive coloration bleue diffuse qui s'étend progressivement; quelques secondes après l'injection, les filaments branchiaux de la région antérieure présentent un léger bleuissement qui s'accroît rapidement et qui, en certains endroits, devient bleu marine au bout de quelques instants; la coloration des branchies est due à la présence de fines granulations bleues dans leur épithélium vibratile, granulations qui sont le plus souvent très abondantes dans le pôle cilié des cellules; le plasma sanguin présente en outre une légère teinte bleue; l'épithélium respiratoire des régions moyenne et postérieure des branchies demeure en général incolore, mais la lumière des filaments renferme du plasma bleui; le manteau ne présente en général aucun bleuissement, sauf dans les lacunes des franges de la périphérie; les palpes labiaux se comportent comme les branchies. En outre les néphridies sont colorées en vert; cette teinte est due à la présence de cristaux bleus bactériiformes dans le cytoplasme des cellules excrétrices.

Lorsque la quantité de réactif injectée est peu abondante ($0,5 \text{ cm}^3$ pour un *Pecten* de grande taille, par exemple), une proportion plus ou moins grande du leucodérivé est oxydée dès que la substance est en contact avec le sang et une grande quantité de celle-ci est déjà à

(1) Dans certains cas, c'est la région postérieure des branchies qui est la plus intensément bleuie; ces variations tiennent au mode de circulation du réactif dans l'organisme.

l'état d'indigo bleu lorsqu'elle pénètre dans les lacunes des branchies, des palpes labiaux et du manteau.

5. *Amphineures*

Des résultats aussi inconstants ont été obtenus chez les Amphineures : après injection d'indigo blanc dans le pied d'un Chiton non déterminé, le leucodérivé bleuit presque instantanément dans les lacunes sanguines du pied et, si l'injection a été peu abondante, l'indigotine formée dans le pied est entraînée par le sang et injecte les lacunes des diverses régions du corps, notamment celles du manteau et des branchies, mais l'épithélium branchial demeure incolore ; si l'injection est plus copieuse, tout l'indigo blanc ne s'oxyde pas dans le pied ; une faible quantité de ce leucodérivé arrive à certaines branchies et s'oxyde dans leur épithélium et dans leurs lacunes sanguines.

6. *Céphalopodes*

Des expériences faites sur les Céphalopodes m'ont conduit également à un échec : si un Poulpe (*Polypus octopus* L.) de moyenne taille reçoit 2 cm³ de bleu de méthylène réduit dans le sinus péri-buccal, on voit 5 à 10 minutes plus tard que les branchies présentent une légère teinte bleue qui est due à la présence de cristaux de bleu de méthylène dans les cellules de l'organe phagocytaire branchial, où on les retrouve encore 15 h. après l'injection ; l'épithélium des branchies demeure incolore ; en outre, quelques instants après l'injection, les sacs rénaux renferment une urine colorée par du bleu de méthylène. Le leucodérivé injecté a été rapidement oxydé dans le plasma sanguin et a régénéré le bleu de méthylène ; une partie de cette substance est à l'état solide et est capturée par les phagocytes branchiaux ; l'autre partie, à l'état dissous, est par la suite éliminée par les reins. Le réactif introduit n'arrive pas à l'état réduit dans les branchies et son injection ne permet pas de déceler la présence d'O respiratoire dans ces organes.

7. *Larves de Chironomes*

Même insuccès lorsqu'on s'adresse aux animaux dont le sang renferme de l'hémoglobine. Nous avons vu précédemment (p. 65) que, chez des larves âgées de *Cheironomus* du groupe *plumosus*, l'hémoglobine dissoute dans le plasma sanguin oxyde très rapidement l'indigo blanc injecté dans la cavité générale, et il se forme de gros amas irré-

gulières de grains d'indigotine, amas qui obturent l'entrée des diverticules postabdominaux (« branchies sanguines ») et empêchent le réactif de pénétrer dans la lumière de ces expansions ; le leucodérivé s'oxydant sur place immédiatement, seuls l'épithélium trachéen et les cellules trachéolaires voisines du point d'injection sont en contact avec de l'indigo blanc et présentent un bleuissement.

8. Annélides

a) *Arénicoles*. — Nous avons vu plus haut que l'injection d'indigo blanc permet de déceler chez des Annélides dépourvues d'hémoglobine (Aphrodites) l'endroit où s'effectue l'entrée de l'O ; on ne peut arriver à un tel résultat chez les Annélides dont le liquide sanguin est riche en O fixé sur de l'hémoglobine, Arénicoles par exemple. Si l'on injecte de l'indigo réduit dans la cavité générale d'une Arénicole (*Arenicola marina* L. ou *Arenicola Grubei* Claparède), le réactif s'oxyde très lentement dans cette cavité, mais ne pénètre pas dans l'appareil circulatoire (qui est complètement clos) et par conséquent n'arrive pas aux branchies ; le réactif, séjournant longtemps dans la cavité coelomique, tue au bout de quelque temps les tissus qu'il baigne, et les muscles qui recouvrent les parois du corps présentent, une demi-heure après l'injection, une teinte bleue diffuse qu'on peut apercevoir par transparence à travers les téguments en certaines régions, notamment à la base des parapodes.

Si le leucodérivé est injecté dans la lumière du vaisseau sus-intestinal (région branchiale) de l'Arénicole, il est transformé immédiatement par l'oxyhémoglobine en indigo bleu, dont les granules obturent les vaisseaux sanguins ; le réactif ne peut donc pénétrer dans les capillaires branchiaux à l'état réduit.

b) *Oligochètes*. — Chez des Oligochètes du genre *Lumbricus*, qui ont également un sang à hémoglobine, on fait de semblables constatations : l'indigo blanc introduit dans la cavité générale bleuit sur place et teint à la longue en bleu les tissus qu'il baigne ; injecté dans le vaisseau sus-intestinal, il bleuit immédiatement dans la lumière du conduit et les grains d'indigotine forment des embolies.

Mêmes constatations également chez les Vertébrés (Chat).

*
* *

Conclusions. — L'injection d'un leucodérivé dans l'organisme d'un animal ne permet pas toujours de déceler les régions du corps à

travers lesquelles s'effectue la pénétration de l'O respiratoire. On aboutit à un échec :

a) Lorsque, pour des raisons anatomiques, le réactif injecté n'arrive pas au contact des parois de l'organe respiratoire (ex. : absence de lacunes sanguines à l'intérieur des trachéobranches des larves aquatiques de divers Insectes : Éphéméroptères, Odonates);

b) Lorsque le réactif est absorbé par les organes excréteurs dès qu'il est introduit dans l'organisme, avant qu'il arrive aux organes respiratoires (ex. : les Buccins); à noter que le leucodérivé est oxydé dans les cellules excrétrices (néphridie des Buccins, rein antennaire des Crustacés, tubes de Malpighi ou cellules péricardiales des Insectes et des Chilopodes, néphrocytes des Acariens);

c) Lorsque le réactif est oxydé par le liquide coelomique avant qu'il arrive aux organes respiratoires; ceci se produit lorsque la circulation sanguine est peu intense (cas des Astéries et des Échinides) ou lorsque le sang est riche en O (divers Mollusques à hémocyanine, animaux dont le sang est pourvu d'hémoglobine : larves de Chironomes, Arénicoles, Oligochètes, Vertébrés).

— — —

CHAPITRE XIII

PHÉNOMÈNES INTIMES DE LA RESPIRATION

I. L'hématose est-elle extra- ou intracellulaire ?

Si l'on demandait à un physiologiste à quel endroit l'O ambiant qui vient de pénétrer dans la paroi d'un organe respiratoire (branchie d'Écrevisse, par exemple) se fixe sur le sang, il est à peu près certain qu'on recevrait la réponse suivante : l'O traverse l'épithélium de la branchie, arrive au contact de la membrane cellulaire qui limite le pôle sanguin de la cellule épithéliale (fig. 37), franchit cette membrane et se fixe alors sur l'albuminoïde respiratoire (hémocyanine) dissous dans le plasma sanguin. Pour ce physiologiste donc, l'hématose s'effectuerait en dehors des cellules limitant les surfaces d'échange.

S'il en était ainsi, on verrait, semble-t-il au premier abord, que chez une Écrevisse ou une Crevette qui vient de recevoir une injection intracœlomique d'indigo blanc ou de bleu de méthylène réduit, l'oxydation du leucodérivé s'effectue uniquement dans la lumière des lacunes sanguines ou au contact immédiat de l'épithélium ; les cellules épithéliales des branchies demeureraient incolores. Or ce n'est pas, nous l'avons vu plus haut, ce que l'on observe : *quelques secondes* après que la substance réduite est introduite dans le cœlome de l'animal, les cellules de l'épithélium branchial sont colorées en bleu ; la substance colorante est fixée sur de fines granulations intracytoplasmiques qui existent en quantité variable suivant les cellules et qui, suivant les

régions examinées, sont soit réparties d'une façon à peu près uniforme dans tout le cytoplasme, soit plutôt groupées tantôt au pôle externe, tantôt au pôle interne (sanguin), tantôt encore dans la région moyenne de la cellule. Comment interpréter cette constatation ?

1. Le leucodérivé pénètre à l'état réduit dans les cellules respiratoires

Il faut noter tout d'abord que le leucodérivé introduit dans la cavité générale des animaux pénètre à l'état réduit à l'intérieur de ces cellules épithéliales. Le fait est évident lorsqu'il s'agit de l'indigo blanc : ce réactif, préparé tel qu'il a été dit p. 6, est dissous dans l'eau alcaline (eau de chaux) et demeure à l'état dissous dans le plasma sanguin, qui est alcalin ; ce leucodérivé donne naissance, par oxydation, à un produit solide, l'indigo bleu, qui n'est soluble que dans un très petit nombre de substances (chloroforme, aniline à chaud, vaseline liquide, acide sulfurique ; un peu soluble dans le phénol et le nitrobenzol). L'indigo bleu se forme à la longue, nous l'avons vu, dans le plasma sanguin, à la suite de l'oxydation de l'indigo réduit par l'O fixé sur l'hémocyanine ; cette indigotine est à l'état de précipité, et se présente sous forme de minuscules granules qu'il est impossible d'analyser aux grossissements de 1500 (1) ; on pourrait supposer que ce sont ces fins granules solides d'indigo bleu qui sont capturés par les cellules respiratoires ; mais il ne peut en être ainsi, car ces éléments ne sont pas phagocytaires (on s'en rend compte après injection de grains de carmin solide ou d'encre de Chine dans le coelome de l'animal ; les seuls éléments qui capturent les particules solides sont, chez l'Écrevisse, certains amibocytes sanguins et les cellules de l'organe phagocytaire décrit par CUÉNOT (1905) à la surface de l'estomac). Lorsque l'on injecte du bleu de méthylène réduit, il est plus difficile de se rendre compte que cette substance pénètre dans les cellules respiratoires à l'état de leucodérivé et non à l'état oxydé : le bleu de méthylène non réduit étant soluble dans le plasma sanguin, on pourrait croire que le bleuissement des cellules épithéliales est dû à l'absorption par ces éléments du bleu de méthylène qui se forme à la

(1) Je ne parle pas de l'indigo bleu qui apparaît dans le sang à la suite de l'oxydation de l'indigo réduit au contact de l'eau qui peut pénétrer par le point d'injection ; l'indigotine ainsi formée est à l'état de lamelles ou d'aiguilles mâclées assez volumineuses.

longue dans le sang par suite de l'oxydation du leucodérivé injecté. Mais il est à remarquer d'abord que, même lorsque le bleu de méthylène réduit ne renferme qu'un très faible excès d'hydrosulfite de soude, son oxydation dans le plasma sanguin est assez lente et ne devient perceptible dans le péricarde et le cœur d'un *Palæmonetes*, par exemple, qu'au bout de 6 à 8 secondes au minimum après l'injection, tandis que, dans l'épithélium des branchies, le bleuissement est visible dès que le leucodérivé pénètre dans les lacunes branchiales (2-3 secondes après l'injection); ce décalage entre l'instant où apparaît le bleuissement dans les cellules respiratoires et celui où il devient perceptible dans le sang peut d'ailleurs être augmenté considérablement, donc être plus facilement observable, soit lorsqu'on injecte un leucodérivé contenant un excès de réducteur, soit lorsqu'on ralentit l'oxydation du réactif en anesthésiant préalablement l'animal. De plus, si l'on injecte à une Écrevisse normale du bleu de méthylène non réduit, et si l'on examine des filaments branchiaux prélevés de temps en temps, depuis quelques secondes jusqu'à 10 minutes après l'injection, on n'observe aucun bleuissement de l'épithélium branchial.

Donc les réactifs injectés, qu'il s'agisse d'indigo blanc ou de bleu de méthylène réduit, pénètrent bien dans les cellules respiratoires à l'état de leucodérivé et y demeurent à l'état réduit jusqu'au moment où ils rencontrent certaines granulations cytoplasmiques : ils se fixent alors sur elles en s'oxydant très rapidement et en régénérant la coloration primitive.

2. L'oxydation du leucodérivé dans la cellule respiratoire est due au passage de l'O ambiant à travers cette cellule

Il a été montré précédemment (p. 153 et suivantes) que ces granulations de l'épithélium branchial perdent leur pouvoir oxydant lorsque les branchies ne reçoivent plus d'O du milieu ambiant (ce qui se produit chez les Crevettes lorsque les appendices qui assurent le renouvellement de l'eau dans la cavité branchiale sont enlevés ou immobilisés par anesthésie); nous avons vu aussi que ces granulations possèdent à nouveau ce pouvoir oxydant dès que la branchie prend de l'O au milieu extérieur (ce qui a lieu lorsque l'anesthésie cesse ou lorsqu'on soulève les lames branchiostèges), et nous avons conclu que l'O qui, dans les granulations, transforme le leucodérivé en une substance colorée est de l'O *respiratoire*; déceler le pouvoir oxydant de ces granules, c'est mettre en évidence le passage de l'O ambiant à travers la paroi de l'organe respiratoire.

3. Comment expliquer la pénétration du leucodérivé dans les cellules respiratoires? Circulation intracellulaire du plasma sanguin

Puisque le leucodérivé pénètre à l'intérieur de la cellule respiratoire, la première explication qui vient à l'esprit est d'admettre que le plasma sanguin, dans lequel ce leucodérivé est dissous, y pénètre également : ce plasma fixerait de l'oxygène au contact des granulations cytoplasmiques, comme le fait le leucodérivé injecté, puis il reviendrait dans les lacunes sanguines : il y aurait ainsi une véritable circulation sanguine à l'intérieur de ces cellules. Cette pénétration du plasma sanguin serait extrêmement rapide; le fait suivant observé chez des animaux transparents comme les Crevettes (*Palæmonetes*) semble le montrer : l'indigo réduit injecté modérément à l'extrémité postérieure du corps de ces animaux conserve sa coloration jaune pendant qu'il circule dans l'abdomen puis dans le céphalothorax; mais dès qu'on le voit pénétrer à la base d'une branchie, il bleuit presque instantanément, si rapidement que les feuillets de la base de la branchie présentent déjà un bleuissement avant que le leucodérivé soit arrivé à l'extrémité distale de l'organe. La sortie du sang serait rapide, elle aussi, car il faut que le sang chargé d'O « cède la place » à celui qui arrive constamment pour subir l'hématose. Les cellules respiratoires seraient donc parcourues sans cesse par des courants sanguins; les fibrilles cytoplasmiques, lorsqu'elles existent (endopodites des pétopodes des Isopodes, carapace des *Mysis*, branchies des Crustacés décapodes, etc.) serviraient de guides à ces courants.

L'existence d'une circulation intracellulaire est une hypothèse. Est-il possible de la vérifier? Il semble qu'un courant sanguin intense qui traverse constamment le cytoplasme d'une cellule doit déterminer un brassage énergique des inclusions cytoplasmiques, et celles-ci doivent être animées sans cesse d'un véritable mouvement tourbillonnaire que l'on doit pouvoir observer au microscope. Je n'ai pu faire une telle observation : chez aucun des animaux étudiés, il ne m'a été possible d'examiner à un très fort grossissement les organes respiratoires en place et en train de fonctionner. Lorsque l'on prélève un organe respiratoire (cellule trachéolaire d'Insecte ou branchie de Décapode) et qu'on l'examine à un fort grossissement, on voit parfois que les fines granulations et les sphérules incluses dans le cytoplasme sont animées de mouvements browniens; mais ceux-ci ne sont pas assez intenses pour que l'on puisse affirmer qu'ils sont déterminés par une circulation

sanguine. Cette constatation n'est pas suffisante pour rejeter notre hypothèse parce que, évidemment, dès que les organes sont détachés du corps de l'animal, ils ne reçoivent plus de sang. Et puis, arriverait-on, ce qui n'est guère possible chez des animaux de la taille de ceux qui ont été étudiés, à faire circuler artificiellement un courant sanguin dans les lacunes de ces organes détachés qu'il est fort douteux que les cellules respiratoires laissent entrer ce sang à leur intérieur; il semble bien, en effet, que ces éléments ont perdu très rapidement leur fonction respiratoire : lorsqu'on met en contact avec de l'indigo blanc ou avec du leucodérivé limite de bleu de méthylène des cellules respiratoires prélevées à des animaux vivants (soit des glandes salivaires et des néphrocytes prothoraciques de *Carausius*, organes pourvus abondamment de trachées et de cellules trachéolaires, soit des pléopodes de Ligie et des branchies de Crevette dilacérés, soit même un *Carausius* entier, ouvert), on n'observe aucun bleuissement des différents organes, même au bout d'une demi-heure (1).

Les observations précédentes ne permettent donc pas d'affirmer l'existence d'une circulation à l'intérieur des cellules qui constituent la paroi des organes respiratoires. L'examen d'autres tissus va-t-il nous permettre de nous faire une opinion? Il semble en effet que, s'il existe une circulation à l'intérieur des éléments respiratoires, cette circulation doit s'observer aussi dans d'autres cellules de l'organisme.

1. Si l'on examine sous l'eau privée d'O par ébullition différents organes d'un *Carausius* adulte qui vient de recevoir une dose très modérée d'indigo blanc (0,3 à 0,5 cm³ par exemple), on constate que ces organes (tube digestif, glandes salivaires, conduits excréteurs de ces glandes, etc.), conservent leur coloration normale; seules les cellules trachéolaires et, d'une façon beaucoup moindre, les cellules trachéennes de ces organes bleuissent; mais, à la longue, au bout d'une demi-heure par exemple, on voit que ces organes bleuissent progressivement, à partir de la périphérie : leurs cellules étaient imprégnées d'indigo blanc, qui s'est oxydé lentement, en régénérant l'indigotine, au contact de l'eau de dissection, laquelle, nous le savons, contient toujours une faible quantité d'O dissous (cette coloration est même une cause d'erreur d'interprétation que nous avons signalée au

(1) On opère, bien entendu, à l'abri de l'air; pour cela, les tissus sont disposés au fond d'un tube de verre effilé dans lequel on aspire ensuite quelques gouttes du leucodérivé conservé dans un flacon sous l'huile; la surface libre du réactif est recouverte immédiatement avec de l'huile.

début de cette étude, page 8). Du leucodérivé a donc pénétré peu de temps après l'injection à l'intérieur des différents tissus ; il ne s'est pas oxydé pendant tout le temps que ceux-ci étaient à l'abri de l'O ambiant, et est donc passé inaperçu (1) ; mais la présence du réactif à l'intérieur des cellules est mise en évidence lorsque la substance est en contact avec de l'O.

2. D'autres substances introduites dans le coelome des animaux mettent en évidence aussi, je crois, l'existence d'une circulation intracellulaire : lorsqu'on injecte à un animal du carminate d'ammoniaque, on constate au bout de quelques instants, parfois de quelques heures, que le colorant teinte d'une façon diffuse un grand nombre de tissus, notamment les éléments conjonctifs, les muscles ; cette coloration, très légère, apparaît avec une grande constance, même après injection très modérée du réactif, dans les faisceaux de fibres conjonctives légèrement ondulés qui constituent le derme des larves *Ammocetes* des *Petromyzon*. La coloration de ces divers tissus est toujours très légère ; les auteurs qui étudient l'excrétion en utilisant la méthode des injections physiologiques ne la signalent pas, ou bien l'expliquent en faisant intervenir des phénomènes d'adsorption : le colorant ne ferait qu'adhérer à la membrane cellulaire. La substance est en trop petite quantité pour qu'on puisse affirmer, après examen microscopique, si elle n'est que superficielle ou si elle est incluse dans le cytoplasme ; dans certains cas cependant, il semble bien que le carminate a pénétré à l'intérieur même de la cellule : c'est lorsque ce colorant va se fixer sur certaines formations squelettiques, telles que des fibres élastiques, qui sont incluses dans le cytoplasme ; c'est le cas, par exemple, de certaines cellules trachéolaires des Insectes [HOLLANDE (1922)].

Mais il arrive parfois que, lorsqu'on utilise d'autres colorants, on observe avec certitude une coloration vitale diffuse du cytoplasme. Tel est le cas, par exemple, des cellules musculaires et des cellules à cils

(1) Il n'y a rien d'étonnant à ce que le leucodérivé ne soit pas oxydé à l'intérieur des tissus énumérés par l'O qui leur est apporté sans cesse par le sang : WINTERSTEIN (2) conclut, après avoir étudié le mécanisme de la respiration des tissus, que les cellules ne renferment pas de réserve d'O ; ce corps est utilisé aussitôt qu'il a pénétré à leur intérieur. EHRLICH (3) a montré d'ailleurs depuis longtemps que le tissu animal possède un intense pouvoir réducteur. Il y a quelques exceptions cependant à cette règle ; nous reviendrons plus loin sur ce point.

(2) WINTERSTEIN (H.). *Zeitschr. f. allg. Physiol.*, VI, 1907, p. 315.

(3) EHRLICH. *Das Sauerstoffbedürfniss des Organismus*. Berlin, 1885.

vibratiles de divers Platodes et Annélides (JOSEPH (1), ZERNECKE (2), JANDER (3), RETZIUS (4), etc.) : le cytoplasme de ces éléments prend une teinte bleue diffuse lorsqu'on les met en contact avec une solution de bleu de méthylène; un phénomène analogue a été observé par O. HERTWIG (5) et FISCHEL (6) chez les œufs d'Oursins en utilisant divers colorants, tels que le bleu de méthylène, le rouge neutre, le brun Bismarck, etc. Notons bien qu'il ne s'agit pas, dans les exemples qui viennent d'être signalés, d'une coloration post-vitale analogue à celle que l'on obtient avec le bleu de méthylène sur le tissu nerveux : les éléments colorés demeurent bien vivants, les cellules musculaires continuent à se contracter et les œufs d'Oursins se segmentent normalement et peuvent même donner naissance à des *Pluteus*.

3. Mais ces colorations cytoplasmiques diffuses, marquant la pénétration dans la cellule de substances se dissolvant dans le plasma, s'observent rarement lorsqu'on utilise les réactifs précédents : la substance colorante pénètre généralement à l'état de dérivé incolore, donc invisible; ce leucodérivé ne réapparaît à l'état coloré dans le sein de la cellule que lorsqu'il rencontre certaines formations cytoplasmiques. De plus, le colorant régénéré n'existant pas en général à l'état solide, la coloration de ces formations intracellulaires disparaît au bout d'un temps plus ou moins long.

Nous pouvons observer précisément des exemples de ce phénomène dans les cellules trachéolaires des Insectes lorsqu'on introduit dans l'organisme de l'animal certaines substances colorées directement par injection ou par ingestion. HOLMGREN (1895 et 1896) a remarqué en effet que le bleu de méthylène colore vitalement les « parties protoplasmiques des dernières ramifications trachéennes » (disons les cellules trachéolaires) qui recouvrent les glandes à soie des chenilles de Lépidoptères; PANTEL (1898) a fait une constatation analogue chez des larves de Tachinaires, et WAHL (1899) chez les Éristales; BONGARDT (1903) a de même coloré vitalement les cellules trachéolaires de l'organe photogène des Lampyrides en utilisant le bleu de Lyon. Ces colorants sont fixés sur de fines granulations cytoplasmiques, sépa-

(1) JOSEPH (M.). *Anat. Anz.*, III, 1888, p. 420.

(2) ZERNECKE (E.). *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, IX, 1896, p. 92.

(3) JANDER (R.). *Ibid.*, X, 1897, p. 157.

(4) RETZIUS (G.). *Biol. Untersuch.*, N. F., 1905, p. 75.

(5) HERTWIG (O.). *Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, XXIV, 1890, p. 268.

(6) FISCHEL (A.). *Anat. Hefte*, 1. Abth., XI, p. 461.

rées les unes des autres par des plages non bleuies de cytoplasme ; deux hypothèses peuvent être faites pour expliquer cette coloration : 1° le colorant pénètre à l'état de bleu dans la cellule ; mais s'il en était ainsi, le cytoplasme aurait une teinte bleue diffuse, continue ; 2° le colorant pénètre à l'état de leucodérivé, circule sous cette forme, donc invisible, dans le cytoplasme, et ne réapparaît à l'état coloré qu'au niveau de certaines granulations cytoplasmiques. Les colorants utilisés par les auteurs précédents sont donc réduits au contact des tissus et pénètrent à leur intérieur à l'état de leucodérivé ; ceux-ci se comportent alors d'une façon analogue à ceux que l'on prépare *in vitro* et que l'on injecte ensuite dans la cavité coelomique des animaux : ils circulent dans les tissus, s'oxydent dans les éléments qui renferment de l'O, notamment dans les cellules trachéolaires [et dans certains éléments excréteurs], et demeurent incolores dans les autres tissus. Mais lorsqu'on introduit ainsi dans l'organisme de l'Insecte la matière colorante, celle-ci est réduite lentement ; la pénétration du leucodérivé dans les cellules trachéolaires est, par suite, beaucoup moins active, et le bleuissement de ces éléments est beaucoup moins rapide et moins intense que lorsqu'on injecte le leucodérivé préalablement préparé.

On peut faire des constatations analogues chez les Crustacés : si l'on injecte 1 cm³ de bleu de méthylène non réduit dans la cavité abdominale d'une Écrevisse, on voit que le réactif n'a pas bleui l'épithélium branchial 5 minutes après l'opération ; mais 20 minutes après l'injection, le bleu est fixé par de rares granulations cytoplasmiques assez volumineuses de cet épithélium. Pour les raisons qui ont été données plus haut, je pense que le réactif pénètre à l'état réduit dans l'épithélium branchial et s'oxyde uniquement au niveau de certaines granulations cytoplasmiques. Le bleuissement de ces granulations doit s'effectuer peu de temps après l'injection du bleu de méthylène, mais il n'est pas assez intense au début pour être discernable aux forts grossissements. Notons ici encore que, le leuco se formant lentement, la coloration ne devient nettement visible que longtemps après l'injection du bleu non réduit (au bout de 20 minutes environ), tandis que lorsque l'on injecte le bleu préalablement réduit, le bleuissement de l'épithélium est presque instantané.

La coloration des granulations cytoplasmiques consécutive à l'injection de bleu de méthylène non réduit ou de son leucodérivé n'est d'ailleurs que temporaire : le bleu fixé sur ces formations est à l'état dissous (et non sous forme de précipité, comme c'est le cas pour l'indigotine) ; il doit être repris par la circulation et être éliminé par les organes excréteurs.

J'ai fait des constatations semblables chez l'Écrevisse en injectant une solution de rouge neutre dans la cavité abdominale.

Toutes les observations qui viennent d'être relatées dans les pages précédentes permettent donc de penser que les différentes cellules de l'organisme sont le siège d'une circulation intracytoplasmique du plasma sanguin.

4. Le plasma sanguin ne doit pas pénétrer dans son intégrité à l'intérieur des cellules

Mais, hâtons-nous de le noter, la totalité des substances qui entrent dans la composition du plasma ne pénètrent pas nécessairement à l'intérieur de toutes les cellules. Toutes les membranes cellulaires de l'organisme sont, en effet, à un degré plus ou moins grand, semi-perméables ; elles se laissent traverser par certaines substances et sont imperméables à d'autres : les cellules rénales de l'Homme se laissent traverser par l'urée et arrêtent le glucose, tandis que cette dernière substance peut traverser l'épithélium intestinal ; la membrane externe de l'épithélium branchial des *Maja* et des Poulpes laisse passer l'eau, les gaz et les substances diffusibles dissoutes, tandis que chez les Séla-ciens elle n'est perméable qu'à l'eau et qu'aux gaz et que, chez l'Écrevisse, elle ne livre passage qu'aux gaz [FREDERICQ (1901)], etc. On peut expliquer cette semi-perméabilité des membranes naturelles en considérant qu'elles sont formées par la juxtaposition d'un nombre immense de micelles unies plus ou moins intimement par la cohésion ; ces micelles fonctionneraient à la façon d'un filtre mécanique qui laisserait passer les molécules de petite taille et arrêterait celles de grandes dimensions (un tel rôle filtrant a précisément été reconnu aux gelées micellaires artificielles, telles que le collodion [MALFITANO (1)]). Il est très probable d'ailleurs que la membrane n'agit pas seulement ainsi, d'une façon mécanique : des recherches récentes de HAMBURGER et BUBANOVIC (2), de MOLLIARD (3), de P. GIRARD et ses collaborateurs (4) ont montré que le phénomène peut être beaucoup plus complexe : la

(1) MALFITANO (G.) C. R. Ac. Sc., CXXXIX, 1904, p. 1221.

(2) HAMBURGER (H. J.) et BUBANOVIC (F.). *Arch. internat. de Physiol.*, x, 1910, p. 1.

(3) MOLLIARD (M.). C. R. Soc. de Biol., LXXXII, 1919, p. 754.

(4) GIRARD (P.), MESTREZAT et MORAX. *Ibid.*, LXXXVII, 1922, p. 69, 144 et 227.

perméabilité des parois vivantes serait, d'après ces auteurs, une perméabilité ionique, essentiellement élective : les deux ions d'un électrolyte donné, diffusant dans un temps donné, d'un milieu dans un autre à travers une paroi vivante, ne traversent pas cette dernière en proportion chimiquement équivalente : il y a rupture de l'équivalence au niveau de cette paroi ; l'un des ions franchit l'obstacle en proportion nettement prépondérante par rapport à l'ion de signe contraire. La perméabilité des membranes dépendrait non seulement des pressions osmotiques des solutions, mais aussi des charges électriques (qui sont variables) des électrolytes en présence (WERTHEIMER) (1).

Il est donc peu probable que le plasma sanguin pénètre dans son intégrité à l'intérieur des cellules. Il n'est pas possible, dans l'état actuel de la science, de connaître à un moment donné la constitution chimique des contenus cellulaires et celle du sang, la pression osmotique des tissus vivants (pression osmotique totale, due à l'ensemble des matières dissoutes, cristalloïdes et colloïdes, et, à plus forte raison, pression osmotique micellaire, qui, on le sait, est différente de la première et ne varie pas nécessairement dans le même sens qu'elle), les charges électriques des ions en présence dans l'organisme... Il n'est par conséquent pas possible de prévoir quelle est la nature et la proportion des substances plasmatiques qui peuvent traverser à un moment donné une membrane cellulaire. Les théories qui ont été émises pour expliquer les processus d'intussusception (OVERTON, RUHLAND, NATHANSON, MOELLENDORF) sont, les unes invraisemblables, les autres non vérifiées expérimentalement.

On peut se demander si, dans le cas particulier qui nous occupe, l'hémocyanine dissoute dans le plasma sanguin de la Crevette pénètre, comme le fait un leucodérivé, à l'intérieur des cellules respiratoires. Pouvons-nous répondre à la question que nous nous sommes posée au début de ce chapitre : « la fixation d'O par le sang s'effectue-t-elle en dehors ou à l'intérieur des éléments cellulaires qui constituent la paroi des organes respiratoires ? » Il est impossible, pour les raisons qui viennent d'être évoquées, de donner une réponse catégorique.

* * *

Conclusions. — J'ai, pour expliquer l'oxydation des leucodérivés dans les cellules de la paroi des organes respiratoires des différents animaux étudiés, émis l'hypothèse que le plasma sanguin circule

(1) WERTHEIMER (E.). *Arch. f. ges. Physiol.*, CCI, 1923, p. 488 et 591.

à l'intérieur des cellules de l'organisme en entraînant certaines substances dissoutes, en particulier les leucodérivés injectés. Les faits suivants permettent de soutenir cette hypothèse : Les leucodérivés demeurent à l'état réduit dans la presque totalité des tissus parce que ceux-ci (EHRlich, WINTERSTEIN) ne renferment pas de réserve d'O actif (O libre ou à l'état de combinaison instable); ils sont donc invisibles ; mais on peut déceler leur présence en mettant pendant un certain temps les tissus en contact avec l'air : le leuco intracellulaire s'oxyde et la cellule se colore. Lorsque les cellules renferment de l'O (cas notamment des cellules respiratoires), les leucodérivés qui y pénètrent sont oxydés immédiatement, et les cellules se colorent instantanément.

D'autres observations parlent encore en faveur de cette hypothèse de la circulation intracellulaire :

1° Lorsque l'on introduit artificiellement dans le sang une matière colorante qui ne forme pas de leucodérivé au contact des cellules, la substance pénètre dans le cytoplasme de ces cellules et le colore ; c'est le cas des cellules musculaires de divers Platodes et Annélides, qui prennent une coloration diffuse avec le bleu de méthylène ; le cas des œufs d'Oursins mis en contact avec diverses matières colorantes et peut-être aussi celui du carminate d'ammoniaque : celui-ci est quelquefois adsorbé par certaines formations intracellulaires telles que les fibres élastiques et demeure fixé sur elles indéfiniment ;

2° Lorsqu'on injecte une substance colorante qui est réduite au contact des tissus (bleu de méthylène, rouge neutre), le réactif pénètre à l'état incolore dans les cellules et demeure inaperçu ; cependant s'il rencontre certaines formations cytoplasmiques (sans doute de nature mitochondriale), il se fixe sur elles en s'oxydant et le colorant réapparaît à leur niveau.

On ne peut affirmer que, lorsque le plasma sanguin renferme un albuminoïde respiratoire dissous, celui-ci pénètre à l'intérieur des cellules qui constituent les parois des organes respiratoires ; il est alors impossible de dire si l'hématose est intra- ou extracellulaire.

II. Processus du passage de l'oxygène dans le milieu interne

Par quels processus l'oxygène passe-t-il de la lumière des tubes aérifères des Trachéates par exemple dans le milieu interne de l'animal ? Nous abordons ici un des problèmes les plus controversés de la physiologie ; de nombreuses recherches, effectuées surtout chez les Vertébrés

aériens et aquatiques, n'ont pas permis encore d'apporter une solution définitive. Deux théories sont en présence : théorie physique et théorie chimique.

a) *Théorie physique.* — Pour certains auteurs — et ceux-ci sont la grande majorité — les cellules à travers lesquelles se font les échanges gazeux n'interviennent pas d'une façon active dans le transport des gaz : elles se laisseraient simplement traverser par ceux-ci. Cette théorie s'appuie sur des analyses faites surtout chez les Mammifères et quelques Invertébrés par des élèves de PFLÜGER : WOLFFBERG, STRASSBURG, NUSSBAUM, puis par FREDERICQ et ses élèves, par R. DU BOIS-REYMOND, A. KROGH, etc. (1). D'après ces auteurs, la tension du CO_2 du sang veineux est supérieure à celle du CO_2 du milieu ambiant, tandis que la tension de l'O ambiant est supérieure à celle de O du sang artériel ; pour eux, le phénomène de la respiration serait uniquement déterminé par les différences de tension de l'O d'une part, du CO_2 d'autre part ; les cellules de l'organe respiratoire se comporteraient comme une membrane inerte et chaque gaz passerait, conformément aux lois de la diffusion, du milieu où sa pression est la plus forte vers le milieu où sa pression est moindre.

b) *Théorie chimique.* — Pour d'autres physiologistes, les cellules de l'organe respiratoire interviendraient par leur activité propre dans le transport des gaz échangés. Aucun résultat expérimental précis n'est venu, jusqu'à présent, parler catégoriquement en faveur de cette thèse. CHR. BOHR, reprenant les expériences de l'école de PFLÜGER, a bien prétendu que, contrairement à ses prédécesseurs, la tension de l'O dans le sang artériel des Mammifères est parfois supérieure à celle de l'O à la bifurcation des bronches (résultat qui ne peut s'expliquer que si l'épithélium pulmonaire intervient par une véritable sécrétion gazeuse). Mais les expériences de BOHR ayant été reprises de divers côtés, on a toujours contesté que la tension de l'O artériel puisse être supérieure à celle de l'O ambiant. On a essayé aussi de mettre en évidence, à l'intérieur de la cellule respiratoire, des réactions chimiques permettant d'expliquer le mécanisme du passage des gaz ; c'est ainsi que L. GARNIER a tenté d'expliquer le déplacement du CO_2 dans l'épithélium pulmonaire des Mammifères en décelant à l'intérieur de ce tissu un acide qui fait virer au vert jaunâtre les poussières de bleu d'outremer inhalées

(1) Voir la bibliographie du sujet dans FREDERICQ (*Arch. internat. de Physiol.*, x, 1911, p. 391-413).

par les animaux. Mais ces expériences, si intéressantes soient-elles, n'apportent pas une preuve décisive obligeant à se prononcer en faveur de l'une ou de l'autre des deux théories. Peut-être le résultat de mes expériences permettra-t-il de se faire une opinion.

c) *Le passage de l'O respiratoire est un phénomène chimique.* — MORAT et DOYON (1) disent que, si les lois physiques ne s'opposent pas à ce que l'on considère les échanges respiratoires comme des phénomènes osmotiques, il est cependant bien difficile d'admettre que ces lois suffisent à elles seules pour expliquer le phénomène respiratoire : les cellules à travers lesquelles se font les échanges ne constituent pas des tuniques inertes, mais des membranes qui se nourrissent ; leur composition chimique change à chaque instant ; si minces soient-elles, elles sont le siège de réactions chimiques tellement complexes, elles renferment des substances à affinités chimiques tellement variées qu'il serait bien invraisemblable de croire que tous ces éléments demeurent chimiquement indifférents à l'égard des gaz qui les traversent.

Mais à ces considérations, nous pouvons opposer le fait que des cellules vivantes peuvent être traversées par des substances chimiquement bien définies (sels minéraux, urée) sans que celles-ci subissent de transformation à l'intérieur des éléments cellulaires. Les observations suivantes semblent plus dignes de remarque.

Il semble que si le passage de l'O à travers les parois des organes respiratoires n'obéissait qu'aux lois de la diffusion, ces parois devraient toujours avoir une faible épaisseur, l'intensité des échanges osmotiques augmentant lorsque la membrane du dialyseur s'amincit. Or ce n'est pas généralement ce que l'on observe : l'épaisseur de l'épithélium des trachées des *Porcellio* est bien excessivement réduite, mais celle de l'épithélium des endopodites respiratoires des Isopodes ou des branchies des Décapodes est relativement considérable (et ceci n'est pas en rapport avec une sécrétion chitineuse abondante, attendu que la cuticule qui revêt ces organes est d'une extrême minceur).

Remarquons encore que, s'il s'agit d'un simple phénomène osmotique, l'O n'est qu'à l'état dissous dans les cellules respiratoires et il est déversé dans le sang à l'état non combiné ; mais alors s'il est ainsi, le sang de certains Insectes (Coléoptères vésicants, certaines Chenilles...), qui brunit au contact de l'O non combiné par suite de l'oxydation

(1) MORAT (J. P.) et DOYON (M.). *Traité de Physiologie. Fonctions de nutrition*. II, p. 60. Paris, 1900.

d'un chromogène incolore, devrait subir cette oxydation au contact des cellules respiratoires et brunir dans le corps de l'animal ; on sait qu'il n'en est rien ; il faut donc admettre que l'O n'arrive pas au sang à l'état de simple dissolution, mais sous la forme d'une combinaison qui ne cède pas au chromogène sanguin l'O nécessaire à la formation du pigment mélanique.

Examinons maintenant les images que nous fournissent les Insectes, par exemple, injectés d'indigo blanc. Si la cellule épithéliale des trachées ou la cellule trachéolaire se comportait comme une membrane de diffusion morte (parchemin ou vessie), l'O qui la traverse serait réparti sans aucune élection dans tout le cytoplasme qui entoure le tube chitineux ; l'indigo blanc, en s'oxydant à son contact, formerait à cet endroit un nuage compact, homogène. Or ce n'est pas ce que l'on observe : l'indigo bleu, lorsque l'injection n'a pas été trop abondante et lorsque l'eau de la cuvette à dissection est bien purgée d'air, n'est pas réparti d'une façon diffuse autour des conduits chitineux ; il ne forme pas un dépôt continu, mais est fixé sur des grains qui, si denses soient-ils, demeurent cependant constamment bien distincts les uns des autres. L'O qui provient de la lumière des canaux n'est donc pas dissous dans la masse cytoplasmique ; il doit subir une série de transformations chimiques dans le sein de la cellule, et les grains qui oxydent l'indigo réduit représenteraient, matérialiseraient un de ses états (1).

Des constatations analogues peuvent être faites dans les branchies des Crustacés, des Ascidies, etc.

Nous avons vu en outre que les granulations qui oxydent l'indigo blanc sont très probablement de nature chondriosomique. Toutes ces observations me portent à croire que les cellules qui constituent la paroi externe des organes respiratoires fonctionnent à la façon d'éléments glandulaires : elles absorbent une substance dans le milieu ambiant, l'élaborent et la cèdent, transformée, au milieu interne. Le passage de l'O ambiant dans l'organisme serait le résultat d'une

(1) On sait que l'oxydation de l'indigo blanc s'effectue *in vitro* non seulement sous l'action de l'O non combiné, mais aussi en présence de composés oxygénés tels que H^2O^2 , peroxydes de Na, Fe, Hg, Cu, Ag, Au, perborate de Na, bichromate de K, etc. ; elle peut donc bien, semble-t-il, se produire également en présence d'une combinaison de l'O avec des éléments cytoplasmiques. A noter aussi que l'indigo bleu peut être transformé en indigo blanc par des réducteurs fournis par la matière vivante (principe des cuves à fermentation) ; il paraît logique de supposer que le phénomène inverse puisse se produire.

succession de réactions chimiques ; la méthode des injections de leuco-dérivés permet de mettre en évidence certains stades de ce passage.

Est-ce à dire que le phénomène est régi uniquement par les lois chimiques ? Évidemment non : la résorption du gaz ambiant par la paroi de l'organe respiratoire, résorption qui constitue le premier acte du phénomène, se fait en obéissant aux lois de la physique : le passage de l'O trachéolaire à travers la paroi chitineuse de la trachéole est le résultat de phénomènes osmotiques, de même que, sans aucun doute, le passage de l'O intracytoplasmique dans le sang.

* * *

Conclusions. — Les différents processus dont l'ensemble constitue l'absorption de l'O ambiant résultent donc du jeu de phénomènes physiques et de phénomènes chimiques intriqués les uns dans les autres, l'intervention de chacun d'eux préparant celui qui lui fait suite. Théorie physique et théorie chimique ne s'excluent pas, mais se complètent l'une l'autre et l'on peut dire que le passage de l'O ambiant dans l'organisme est un phénomène d'ordre physico-chimique.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Méthode. — On s'est en général basé jusqu'à présent sur de simples considérations anatomiques pour attribuer à certaines régions du corps des Invertébrés une fonction respiratoire : on a pensé qu'un organe devait être le siège d'échanges d'O et de CO² lorsque sa paroi, suffisamment mince, a l'une de ses faces en contact avec le milieu ambiant, l'autre face étant activement irriguée par un liquide humoral. L'interprétation que l'on a donnée n'a pu être que très rarement vérifiée par l'expérience, soit en mettant l'organe supposé respiratoire hors d'état de fonctionner, soit en déterminant la teneur du sang en gaz avant et après son passage dans cet organe.

Certains auteurs, dans un autre ordre d'idées, ont essayé de déceler les points de passage de l'O et du CO² en utilisant des réactifs chimiques. Deux façons de procéder ont été utilisées :

1^{re} Méthode : Colorer l'eau dans laquelle vivent les animaux par un réactif qui change de coloration sous l'action du CO² ; c'est ainsi que BOUNHIOL a employé soit le bleu coton du commerce neutralisé par une solution titrée de soude (ce réactif, qui a une coloration bleu rouge vineux, devient bleu foncé en présence du CO²), soit une solution de phtaléate de Na ou de Ca (à coloration rose, qui disparaît sous l'action du CO²) ; ces substances sont mélangées à l'eau de mer dans laquelle vivent des Annélides ; le virage de leur coloration s'effectuerait, d'après l'auteur, au niveau de certaines régions du corps, qui seraient les points de sortie du CO². J'ai utilisé cette méthode en m'adressant à des larves aquatiques d'Insectes (Éphémères), et ai abouti à un échec. Je me suis adressé alors à la

2^e Méthode : Mettre des tissus en contact avec des réactifs qui changent de couleur sous l'action de l'O ; j'ai utilisé les réactifs dits des oxydases et des peroxydases (gaïac, benzidine, etc.) et, pas plus d'ailleurs que les auteurs qui ont fait des essais analogues, je n'ai abouti à des résultats intéressants.

J'ai pensé alors que l'injection, dans la cavité générale d'animaux vivants, de solutions de leucodérivés incolores ou jaunâtres qui, comme

l'indigo blanc ou le bleu de méthylène, le vert Janus, le rouge neutre réduits, se combinent facilement avec l'O libre et les corps oxydants en repassant à l'état coloré, permettrait de déceler les endroits où pénètre l'O dans l'organisme ; c'est là que ces leucodérivés devraient s'oxyder en premier lieu.

Je dois avouer tout d'abord que, chez un certain nombre de groupes d'Invertébrés, cette méthode m'a conduit à des échecs, soit parce que le leucodérivé introduit est absorbé par les cellules excrétrices avant qu'il arrive aux organes respiratoires (Buccins), soit parce qu'il est oxydé dans le liquide humoral avant qu'il pénètre dans ces organes (Astéries, Oursins, certains Mollusques à hémocyanine, divers animaux à hémoglobine).

Mais chez d'autres groupes d'Invertébrés, j'ai obtenu des résultats positifs : le leucodérivé est oxydé et redevient coloré en premier lieu dans les organes où, des contre-expériences faites sur des animaux asphyxiés ou anesthésiés le montrent, s'effectue l'hématose ; quelques secondes après l'injection, seuls ces organes sont colorés ; on peut déclencher ainsi automatiquement, avec une précision parfaite, les endroits où l'O ambiant pénètre dans l'organisme.

Les résultats auxquels je suis parvenu montrent que beaucoup d'organes auxquels on a convenu d'attribuer une fonction respiratoire, possèdent habituellement cette fonction ; mes recherches ne modifient pas profondément les idées que nous avons sur la respiration chez les Invertébrés ; le plus souvent elles les confirment. Il est des groupes cependant où j'ai décelé l'existence d'échanges respiratoires au niveau d'organes dont la fonction était jusqu'alors demeurée inaperçue ; inversement, j'ai montré chez d'autres groupes que certains organes avaient été considérés à tort comme étant le siège de l'hématose. La méthode employée m'a permis en outre : 1° de préciser des détails de structure de certains organes et même de découvrir certains appareils qui n'avaient pas été décrits jusqu'à présent (trachéoles et cellules trachéolaires des Arachnides et des Diplopodes) ; 2° d'essayer de montrer par quels processus l'O ambiant pénètre dans le milieu interne.

*
* * *

Résultats spéciaux. — J'ai montré principalement dans ce travail que :

Les *trachées* des Insectes (tubes chitineux munis d'un épaissement spiral et revêtus d'un épithélium chitinogène) se continuent par des *trachéoles*, capillaires chitineux, dépourvus d'épaissement spiral et logés à l'intérieur de cellules multipolaires (*cellules trachéolaires*) ; ces

dernières (v. Pl. I, fig. 1 et 3) sont anastomosées entre elles par l'intermédiaire de leurs prolongements cytoplasmiques et forment ainsi des membranes syncytiales fenêtrées qui recouvrent les différents organes ; ce sont ces membranes qui ont été signalées déjà sous les noms de basales, adventices, membranes conjonctives, etc. Les trachéoles se terminent dans les cellules trachéolaires sans pénétrer dans les cellules propres des organes qu'elles recouvrent et sans s'anastomoser entre elles ; ces capillaires sont creux sur toute leur étendue et sont normalement remplis de gaz.

L'indigo blanc injecté dans la cavité générale des Insectes est oxydé presque instantanément et avec grande intensité dans les cellules trachéolaires, autour des trachéoles, et aussi, mais d'une façon beaucoup moins intense, dans l'épithélium des trachées ; l'indigotine qui résulte de cette oxydation est fixée sur des granulations et des sphérules cytoplasmiques qui sont sans doute de nature chondriosomique. L'oxydation du réactif est due à la présence dans ces cellules de l'O qui passe de la lumière des trachées et des trachéoles dans le milieu interne ; elle n'a plus lieu chez les Insectes morts par privation d'O ; elle est moins intense chez ceux qui sont tués ou anesthésiés par certaines substances toxiques (CO², chloroforme), mais ne semble pas modifiée chez ceux qui sont tués par la chloropicrine. Donc, dans les conditions de ces expériences tout au moins, il ne semble pas que la mort provoquée par l'action de ces substances se ramène à un simple phénomène asphyxique.

Les sacs abdominaux exsertiles des Thysanoures ne doivent pas fonctionner comme organes respiratoires ; les sacs trachéens et leurs trachées inversées ne sont pas le siège d'une oxydation particulièrement intense chez les Hyménoptères ; ils ne méritent donc pas le nom de poumons qu'on leur attribue. Les trachéobranches externes des larves des Éphéméroptères et des Odonates zygoptères doivent absorber l'O dissous dans l'eau ambiante, de même que les trachéobranches rectales des larves des Odonates anisoptères et des Caloptérygides ; mais ces organes ne sont pas le siège de l'hématose : l'O qu'ils absorbent passe immédiatement dans la lumière des ramifications trachéennes, qu'ils renferment en abondance ; ce gaz est conduit ensuite par les trachées aux différentes régions du corps.

Les branchies des larves de *Sialis* appartiennent plutôt au type branchies sanguines qu'au type trachéobranches : l'O qui traverse leur paroi passe dans la lumière des quelques ramifications trachéennes qui sont dans la cavité de ces organes, mais la plus grande partie de ce gaz doit se fixer sur le sang, qui circule assez activement à l'intérieur de ces branchies.

On a nié la présence d'un appareil aérifère chez les larves de

Chironomes ; ceux qui l'ont aperçu ne pensent pas qu'il possède une fonction respiratoire ; l'examen de larves injectées d'indigo blanc montre que ces animaux possèdent des trachées et trachéoles analogues à celles des autres Insectes ; ces tubes sont bien des organes respiratoires.

Bien que les trachéoles des Insectes soient souvent en contact très intime avec les tissus, le sang joue un rôle dans le transport de l'O.

Les autres Monoantennés (Diplopodes et Chilopodes) possèdent un appareil aérifère construit sur le même plan que celui des Insectes ; il en est de même, fait assez inattendu, pour certains Chélicérés (Acariens, Phalangides) : des trachées entourées d'un épithélium chitino-gène se continuent par des trachéoles logées dans le sein de membranes syncytiales fenêtrées. Chez tous, l'indigo blanc est oxydé immédiatement dans l'épithélium trachéen et, d'une façon plus intense, dans les cellules trachéolaires, au voisinage immédiat des trachéoles ; trachées et trachéoles sont donc bien, chez ces animaux, des organes respiratoires.

L'absorption de l'O respiratoire est effectuée : chez les Scorpionides par les poumons, chez les Aranéides étudiées (Lycoses, Amaurobies) par les poumons et les trachées, chez les Péripates par les trachées et par les téguments (surtout par ceux de la face dorsale).

Les Isopodes respirent à l'aide des exopodites et endopodites de leurs pléopodes ; l'hématose ne s'effectue pas avec une égale intensité dans ces 10 paires d'appendices lamellaires. Chez les Aselles, ce sont les exopodites 4 et 5 et les endopodites 3, 4 et 5 qui sont le siège de l'hématose, tandis que chez les Idothées, le phénomène s'accomplit à l'intérieur des 5 paires d'endo- et des 5 paires d'exopodites et aussi dans les deux opercules (uropodes différenciés). Chez les Sphéromes, les 10 paires de lames jouent un rôle respiratoire, mais l'entrée de l'O est particulièrement intense dans les endopodites 4 et 5 ; la face ventrale du telson est également le siège de l'hématose.

La respiration s'accomplit chez les Ligies dans toutes les lames des pléopodes, mais elle est beaucoup plus intense dans les exo- que dans les endopodites (toujours recouverts d'un enduit étranger) ; il s'effectue également un passage d'O à la base des péréiopodes, mais il ne doit pas y avoir, comme on l'a cru, de respiration rectale. Chez les *Oniscus* et les *Philoscia*, l'O ambiant pénètre dans les exopodites des 5 paires de pléopodes, surtout dans les régions où la cuticule est mince, c'est-à-dire dans le lobe externe (« région spéciale » des auteurs) et, d'une façon plus active, dans les endopodites 3, 4 et 5.

Chez les Isopodes terrestres dont certains exopodites des pléopodes sont munis d'un buisson trachéen (« corps blanc » des auteurs), l'hématose s'effectue dans les endopodites 3, 4 et 5 et, d'une façon beaucoup plus intense, à l'intérieur des seuls exopodites qui sont

pourvus de trachées, c'est-à-dire : chez *Porcellio scaber*, *P. laevis*, *P. lugubris* et *Armadillidium cinereum*, à l'intérieur des exopodites 1 et 2 ; chez *Syspastus brevicornis*, à l'intérieur des exopodites 2, 3, 4 et 5 ; chez *Tracheoniscus Rathkei* et *Cylisticus convexus*, à l'intérieur des 5 paires d'exopodites ; les exopodites dépourvus de trachées ne sont pas le siège de l'hématose.

La pénétration de l'O ambiant dans l'organisme s'effectue au niveau des appendices thoraciques chez les Nébalies ; au niveau des vésicules branchiales, des épimères et, parfois, de certaines pattes chez les Amphipodes.

Chez les *Mysis*, l'hématose a lieu dans le bouclier et sur la face ventrale du thorax ; chez les Décapodes, elle a son siège non seulement dans les branchies mais encore dans les lacunes de la carapace et aussi, parfois (Thalassinides, Carides), au niveau des sternites abdominaux. Lorsque les scaphognathites et les exopodites des maxillipèdes sont amputés ou immobilisés par anesthésie de l'animal, les branchies n'oxydent plus ou oxydent moins violemment les leucodérivés injectés, mais ces organes acquièrent à nouveau leur pouvoir oxydant dès qu'on les met en contact avec l'eau ambiante en soulevant la carapace ou dès que l'anesthésie cesse : les scaphognathites et les exopodites des maxillipèdes assurent donc bien l'aération de la cavité branchiale.

Chez les Aphrodites, l'oxygène ambiant pénètre à travers les téguments minces de la ligne médio-dorsale, et non à travers les élytres et les élytrophores ; chez les Sipunculien, il passe à travers la paroi de certaines régions du tube digestif.

Chez les Holothuries, l'hématose s'effectue au niveau des vésicules ambulacraires ; les organes arborescents appelés parfois « poumons » ne doivent pas jouer un rôle respiratoire.

Chez les Ascidies, la pénétration de l'O ambiant a lieu à travers les cellules épithéliales, ciliées ou non, qui limitent les fentes branchiales, et aussi à travers l'épithélium des papilles branchiales et des tentacules buccaux.

* * *

Résultats généraux. — Les noyaux des cellules à travers lesquelles l'O ambiant pénètre dans l'organisme ne doivent pas, comme on l'a cru, jouer un rôle direct dans le phénomène de la respiration : les leucodérivés injectés ne sont pas oxydés à leur contact.

Le fait que, chez les représentants des groupes les plus divers d'Invertébrés, les leucodérivés injectés peuvent pénétrer à l'intérieur même du cytoplasme des cellules qui constituent la paroi des organes respiratoires conduit à faire l'hypothèse suivante : le plasma sanguin

et les leucodérivés qui y sont dissous pénètrent à l'intérieur des différents tissus; les leucos demeurent à l'état réduit, donc sont invisibles, dans la plupart des cellules qui, on le sait (WINTERSTEIN), ne renferment pas de réserve d'O et qui (EHRlich) possèdent un pouvoir réducteur très marqué (effectivement leur présence peut y être décelée lorsqu'on laisse ces tissus un certain temps au contact de l'air : le leucodérivé s'oxyde et colore les cellules). Mais lorsque les leucodérivés pénètrent dans des cellules qui renferment de l'O (parois des organes respiratoires), ils sont oxydés immédiatement et passent à l'état coloré. Cette hypothèse de la circulation intracellulaire du plasma sanguin n'a pu être vérifiée expérimentalement; mais elle permettrait d'expliquer certaines colorations cytoplasmiques diffuses que l'on observe parfois après l'injection de diverses substances colorantes.

Le plasma sanguin ne pénétrerait d'ailleurs pas dans son intégrité à l'intérieur des éléments cellulaires; en particulier lorsqu'il renferme un albuminoïde respiratoire dissous, on ne peut affirmer que ce corps pénètre dans les cellules qui constituent la paroi des organes respiratoires; il est par conséquent impossible de dire actuellement si l'hématose s'effectue à l'intérieur de ces cellules, ou bien au contact de la membrane qui les limite du côté de la lacune sanguine.

Si la paroi des organes respiratoires se comportait vis à vis de l'O comme une simple membrane de diffusion, ainsi que le veulent les partisans de la *théorie physique* de la respiration, l'O serait dissous dans le cytoplasme des cellules qui constituent cette paroi; dès lors, le leucodérivé devrait s'oxyder dans toute l'étendue du cytoplasme et le colorant qui résulte de cette oxydation teindrait d'une façon diffuse tout ce cytoplasme. Or ce n'est pas ce que l'on observe : le leucodérivé est oxydé au niveau de granulations et de sphérules qui sont sans doute de nature chondriosomique; ces constatations parlent en faveur de la *théorie chimique* de la respiration : les cellules de la paroi des organes respiratoires fonctionneraient à la façon d'éléments glandulaires et interviendraient, par leur activité propre, dans la pénétration de l'O; ceci explique pourquoi les cellules qui constituent la paroi des organes respiratoires étudiés sont, presque toujours, des éléments de très grande taille, à cytoplasme bourré de granulations, à noyau volumineux, très chromophile, et non pas des cellules excessivement minces, comme ce devrait être le cas si les gaz les traversaient en obéissant uniquement aux lois de la diffusion.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE ⁽¹⁾

1922. AKEHURST (S. Ch.). — Larva of *Chaoborus crystallinus* (de Geer) (*Corethra plumicornis* F.) (*Journ. roy. micr. Society*, p. 341).
1893. ALLEN (E. J.). — On the minute structure of the gills of *Palaemonetes varians* (*Quart. Journ. of micr. Sc.*, N. S., xxxiv, p. 751).
1913. ATHANASIU et DRAGOIU. — Sur les capillaires aériens des fibres musculaires chez les Insectes (*C. R. Soc. de Biol.*, lxxv, p. 578).
- 1914-15. — La structure des muscles striés des Insectes et leurs rapports avec les trachées aériennes (*Arch. d'Anat. micr.*, xvi, p. 345).
1907. BABAK (Ed.) und FOUSTKA (O.). — Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Libellulidenlarven (und Arthropoden überhaupt) (*Arch. f. ges. Physiol.*, cxix, p. 530).
1883. BALFOUR (J. M.). — The anatomy and development of *Peripatus capensis* (*Quart. Journ. of micr. Sc.*, xxiii, p. 213).
1851. BASSI (Ch.). — Rapport adressé à la section de Zoologie, d'Anatomie comparée et de Physiologie du Congrès de Venise relatif au passage des substances introduites dans le système trachéen des Insectes (*Gaz. méd. de Milan*, vi et *Ann. Sc. nat. Zool.*, [3], xv, p. 362).
1864. BAUDELLOT (E.). — De l'influence du système nerveux sur la respiration des Insectes (*Ann. Sc. nat. Zool.*, [5], ii, p. 45).
1909. BEPLER (H.). — Ueber die Atmung der Oniscoideen (*Inaug. Dissert. Greifswald*, 50 p.).
1909. BERNECKER (A.). — Zur Histologie der Respirationsorgane bei Crustaceen (*Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, xxvii, p. 583).
1913. BERVOETS (R.). — Sur le système trachéen des larves d'Odonates (*Ann. de Biol. lac.*, vi, p. 15).
1889. BERTEAUX (L.). — Le poumon des Arachnides (*La Cellule*, v, p. 253).
1851. BLANCHARD (E.). — Nouvelles observations sur la circulation du sang et la nutrition chez les Insectes (*Ann. Sc. nat., Zool.*, [3], xv, p. 371).
1923. BOCK (Fr.). — Die Blutcirculation in den Kiemen von Flusskrebs (*Zool. Anz.*, lvi, p. 198).
1925. — Die Respirationsorgane von *Polamobius astacus* Leach (*Astacus fluviatilis* Fabr.). Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, cxxiv, p. 51).

(1) L'imprimeur ne disposant pas d'a ni d'o avec tréma, ces lettres ont été remplacées respectivement par des æ et des œ.

1922. BODINE (J. H.). — Anesthetics and CO² output. I. The effects of anesthetics and other substances on the production of carbon dioxide by certain Orthoptera (*Journ. of exper. Zool.*, xxxv, p. 323).
1899. BOHN (G.). — Du rôle des exopodites dans la production du courant respiratoire chez les Crustacés décapodes (*C. R. Soc. de Biol.*, 11, p. 281).
1902. — Des mécanismes respiratoires chez les Crustacés décapodes (*Bull. scientif. de Fr. et Belg.*, xxxvi, p. 178 et *Th. Sc. Paris*, 1901-02).
1903. BONGARDT (Joh.). — Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LXXV, p. 1).
1907. BONNET (A.). — Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des Ixodidés (*Ann. Univ. de Lyon*, N. S., I, Sc., Méd., fasc. 20 et *Th. Sc. Lyon*, 1906-07).
1902. BOUNHIOL (J.). — Recherches biologiques expérimentales sur la respiration des Annélides polychètes (*Ann. Sc. nat. Zool.*, [8], XVI, p. 1 et *Th. Sc. Paris*, 1901-02).
- 1890 a. BOUVIER (E. L.). — Sur le cercle respiratoire de la carapace chez les Crustacés décapodes (*C. R. Acad. Sc.*, CX, p. 1211).
- 1890 b. — Sur la respiration et quelques dispositions organiques des Paguriens terrestres du genre Cénobite (*Bull. Soc. philom. de Paris*, [8], II, 1888-90, p. 194).
1898. — Sur les caractères externes des Péripathes (*Proceed. of the 4 th. internat. Congr. Zool. Cambridge*, p. 269 ; publié en 1899).
1837. BRANDT (J. F.). — Beiträge zur Kenntniss des innern Baues von *Glomeris marginata* (*Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol.*, p. 320).
- 1920-21. BROCHER (Frank). — Etude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes. La *Vespa crabro* (*Ann. Soc. entomol. de Fr.*, LXXXIX, p. 209).
- 1920-22. — Ibid. III. Le *Sphinx convolvuli* (*Arch. Zool. expér. et gén.*, LX, p. 1).
1923. — Les trachées inversées des Insectes. Anatomie. Physiologie (*Bull. Soc. zool. de Genève*, III, fasc. 2, p. 21-22).
1923. BRÜNNICH. — Zur Atmung bei den Insekten (*Zeitschr. f. angew. Entomol.*, IX, p. 161).
1904. BRUNTZ (L.). — Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes (*Arch. de Biol.*, XX, p. 217 et *Th. Sc. Nancy*, 1903-04).
1909. — Sur les néphrocytes des Orthoptères et la dénomination de cellules péricardiales (*Arch. Zool. expér. et gén.*, [5], II, N. et R., p. XVII).
1910. — Sur le rôle excréteur des cellules néphrocytes qui éliminent les liquides colorés des injections physiologiques (*Ann. Sc. nat., Zool.*, [9], XII, p. 265).
- 1922 a. BUDDENBROCK (W. v.) und ROHR (G. v.). — Die Atmung von *Dixippus morosus* (*Zeitschr. f. allg. Physiol.*, XX, p. 111).

- 1922 b. BUDDENBROCK (W. v.) und ROHR (G. v.). — Einige Beobachtungen über den Einfluss der Temperatur auf den Gasstoffwechsel der Insekten (*Arch. f. ges. Physiol.*, CXCIV, p. 468).
1924. BUISSON (M. du). — Observations sur la ventilation trachéenne des Insectes (*Bull. Acad. roy. de Belg., Cl. des Sc.*, [5], X, p. 373 et 635).
1888. CAJAL (S. RAMON Y). — Observations sur la texture des fibres musculaires des pattes et des ailes des Insectes (*Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, V, p. 205 et 253).
1890. — Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des Insectes (*Zeitschr. f. wiss. Mikr.*, VII, p. 332).
1896. CAUSARD (M.). — Recherches sur l'appareil circulatoire des Aranéides (*Bull. sc. de Fr. et Belg.*, XXIX, p. 1 et *Th. Sc. Paris*, 1895-96).
1903. — Recherches sur la respiration branchiale chez les Myriapodes diplopodes (*Ibid.*, XXXVII, p. 461).
1875. CHUN. — Ueber die Rectaldrüsen bei den Insecten (*Inaug. Dissert. Frankfurt a.M.*).
1889. CLAUS (C.). — Ueber den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken (*Arbeit. d. zool. Inst. Wien*, VIII, p. 1).
1895. CUÉNOT (L.). — Etudes physiologiques sur les Crustacés décapodes (*Arch. de Biol.*, XIII, p. 245).
1900. — Le Phascolosome (*Zool. descriptive*, I, p. 386. Paris).
- 1900-1901. — La valeur respiratoire du liquide cavitairé chez quelques Invertébrés (*Soc. sc. et Station zool. d'Arcachon. Trav. des labor.*, Année 1900-1901, p. 107).
1905. — L'organe phagocytaire des Crustacés décapodes (*Arch. Zool. expér. et gén.*, [4], III, p. 1).
1901. DAMAS (D.). — Etude du sac branchial chez *Ciona intestinalis* L. (*Arch. de Biol.*, XVII, p. 1).
1881. DELAGE (Y.). — Contribution à l'étude de l'appareil circulatoire des Crustacés édriophthalmes marins (*Arch. Zool. expér. et gén.*, [1], IX, p. 1 et *Th. Sc. Paris*, 1880-81).
1883. — Circulation et respiration chez les Crustacés schizopodes (*Mysis* Latr.) (*Arch. Zool. expér. et gén.*, [2], I, p. 105).
1890. DEWITZ (H.). — Einige Beobachtungen, betreffend das geschlossene Tracheensystem bei Insectenlarven (*Zool. Anz.*, XIII, p. 500 et 525).
1898. DUBOSCQ (O.). — Recherches sur les Chilopodes (*Arch. Zool. expér. et gén.*, [3], VI, p. 481 et *Th. Sc. Paris*, 1898-99).
1920. — Notes sur *Opisthopatus cinctipes* Purc. (*Arch. Zool. expér. et gén.*, LIX, N. et R., p. 21).
1840. DUVERNOY et LEREBoullet. — Essai d'une monographie des organes de la respiration de l'ordre des Crustacés isopodes (*C. R. Acad. Sc.*, XI, p. 881).
1841. — [Même titre] (*Ann. Sc. nat., Zool.*, [2], XV, p. 177).

1900. EAST (D.). — Notes on the respiration of the Dragon-Fly nymph (*The Entomologist*, XXXIII, p. 211).
1907. EFFENBERGER (W.). — Die Tracheen bei *Polydesmus* (*Zool. Anz.*, XXXI, p. 782).
1909. — Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Polydesmus* (*Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, XLIV, p. 527).
1915. ELLINGER (Tage). — Ueber den Ruhestoffwechsel der Insekten (Culiciden) und seine Abhängigkeit von der Temperatur (*Internat. Zeitschr. f. phys.-chem. Biol.*, II).
1884. EMERY (C.). — Untersuchung über *Luciola italica* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XL, p. 338).
1899. ENDERLEIN (G.). — Die Respirationsorgane der Gastriden (*Inaug. Dissert. Leipzig et Sitz.-ber. d. Wien. Akad. math.-naturwiss. Kl.*, CVIII, Abt. I, p. 235).
1913. FISCHER (R.). — Die mikrochemische Nachweis der Peroxydase und Pseudoperoxydase in tierischen Geweben (*Arch. f. mikr. Anat.*, LXXXIII, p. 130).
1915. FRANKENBERG (G. von). — Die Schwimmblasen von *Corethra* ... (*Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool.*, XXXV, p. 505).
- 1893-95. FREDERICQ (L.). — Note sur le sang et la respiration des Vers à soie (*Trav. du Labor. Léon Fredericq*, V, p. 196).
1901. — Sur la perméabilité de la membrane branchiale (*Bull. Acad. roy. Belg., Cl. des Sc.*, p. 68).
1911. — La théorie de la diffusion suffit à expliquer les échanges gazeux de la respiration (*Arch. internat. de Physiol.*, X, p. 391).
1894. FUSARI (R.). — Etude sur la structure des fibres musculaires striées (*Congr. internat. de Méd. Rome*, 1894 et *Arch. ital. de Biol.*, XXII, 1895, p. 95).
1890. GEHUCHTEN (A. van). — Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de *Ptychoptera contaminata* (*La Cellule*, VI, p. 183).
1915. GEIPEL (E.). — Beiträge zur Anatomie der Leuchtorgane tropischer Käfer (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, CXII, p. 239).
1915. GERBIG (F.). — Ueber Tipuliden-Larven mit besonderer Berücksichtigung der Respirationsorgane (*Zool. Jahrb., Abt. f. Syst.*, XXXV, p. 127).
1919. GERICKE (H.). — Atmung der Libellulidenlarven, mit besonderer Berücksichtigung der Zygopteren (*Ibid.*, *Abt. f. allg. Zool.*, XXXVI, p. 157).
1874. GRABER (V.). — Ueber eine Art fibrilloiden Bindegewebes der Insectenhaut und seine locale Bedeutung als Tracheensuspensorium (*Arch. f. mikr. Anat.*, X, p. 124).
1913. GRAEVE (W.). — Die in der Umgebung von Bonn vorkommenden landbewohnenden Crustaceen... (*Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl. u. Westf.*, LXX, p. 173).
1892. GRIFFITHS (A. B.). — Sur la γ-achroglobine, nouvelle globuline respiratoire (*C. R. Acad. Sc.*, CXV, p. 738).
1903. GROSS (J.). — Untersuchungen über die Histologie des Insectenvariums (*Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, XVIII, p. 71).
1889. HAASE (E.). — Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriapoden (*Morphol. Jahrb.*, XV, p. 331).

1912. HALLER (B.). — Ueber die Atmungsorgane der Arachnoiden. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiere (*Arch. f. mikr. Anat.*, LXXIX, p. 1).
1880. HARTOG (M.). — On the anal respiration of the Copepoda (*Quart. Journ. of micr. Sc.*, XX, p. 241).
1872. HEINEMANN (C.). — Ueber die Leuchtorgane der bei Vera Cruz vorkommenden Leuchtkäfer (*Arch. f. mikr. Anat.*, VIII, p. 461).
1914. HEINER (H.). — Zur Biologie und Anatomie von *Cloëon dipterum* L., *Baëtis binoculatus* L. und *Habrophlebia fusca* Curt. (*Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, LIII, p. 287).
1904. HENNEGUY (F.). — *Les Insectes*. Paris.
1911. HENZE (M.). — Untersuchungen über das Blut der Ascidien. I. (*Zeitschr. physiol. Chem.*, LXXII, p. 494).
1892. HERBST (C.). — Beiträge zur Kenntniss der Chilopoden (*Biblioth. Zool. Leuckart*, 9. Heft, 44 p.).
1913. HEROLD (W.). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie einiger Land-Isopoden; Häutung, Secretion, Atmung (*Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, XXXV, p. 457).
1889. HÉROUARD (E.). — Recherches sur les Holothuries des côtes de France (*Arch. Zool. expér. et gén.*, [2], VII, p. 535).
1903. HERTWIG (R.). — *Lehrbuch der Zoologie* (p. 419. Jena).
1921. HIRST (S.). — On the presence of a system of tracheal tubes in the families Sarcophagidae and Listrophoridae (*J. Quekett. micr. Cl. London*, XIV, p. 229).
1909. HOLLANDE (A. Ch.). — Contribution à l'étude du sang des Coléoptères (*Arch. Zool. expér. et gén.*, [5], II, p. 271).
- 1914-15. — Les cérodécytes ou « cœnocytes » des Insectes considérés au point de vue biochimique (*Arch. d'Anat. micr.*, XVI, p. 1).
1922. — La cellule péricardiale des Insectes (*Ibid.*, XVIII, p. 85).
1924. — Non-spécificité au point de vue oxydasique des réactions au bleu d'indophénol et à la benzidine pour la mise en évidence des granulations dites oxydasiques dans les cellules (*Bull. d'Histol. appl.*, I, p. 421).
1895. HOLMGREN (E.). — Die trachealen Endverzweigungen bei der Spinndrüsen der Lepidopterenlarven (*Anat. Anz.*, XI, p. 340).
1896. — Ueber das respiratorische Epithel der Tracheen bei Raupen (*Festschrift Wilhelm Lilljeborg, Upsala*, p. 79).
1907. — Ueber die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern, nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern (*Arch. f. mikr. Anat.*, LXXI, p. 165).
1902. HOLMGREN (Nils). — Ueber die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten (*Anat. Anz.*, XXI, p. 373).
1920. HOULBERT (C.). — *Les Insectes* (2^e édit., Paris).
1883. HUET (L.). — Nouvelles recherches sur les Crustacés isopodes (*Journ. de l'Anat. et physiol.* XIX, p. 241 et *Th. Sc. Dijon*, 1883).

1910. JANDA (V.). — Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Odonaten (*Zool. Anz.*, xxxv, p. 602).
1911. JANET (Ch.). — Sur l'existence d'un organe chordotonal et d'une vésicule pulsatile antennaire chez l'Abeille (*C. R. Acad. Sc.*, CLII, p. 110).
- 1849 a. JOLY (N.). — Nouvelles expériences tendant à réfuter la prétendue circulation pérित्रachéenne des Insectes (*Mém. Acad. Sc. de Toulouse*).
- 1849 b. — Mémoire sur l'existence supposée d'une circulation pérित्रachéenne chez les Insectes (*Ann. Sc. nat., Zool.*, [3], XII, p. 306).
1888. JOURDAIN (S.). — Sur le *Machilis maritima* Latr. (*C. R. Ac. Sc.*, CVI, p. 623).
1924. KEILIN (D.). — On the appearance of gaz in the tracheae of Insects (*Proc. Cambridge Philos. Soc. Biol. Sc.*, I, p. 63).
1916. KEMNITZ (G. A. v.). — Untersuchungen über den Stoffbestand und Stoffwechsel der Larven von *Gastrophilus equi* (Clark), nebst Bemerkungen über den Stoffbestand der Larven von *Chironomus* (spec.?) L. (Physiologischer Teil) (*Zeitschr. f. Biol.*, LXVII, p. 129).
1918. KIELICH (J.). — Beiträge zur Kenntniss der Insectenmuskeln (*Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, XL, p. 515).
1898. KIMUS (J.). — Recherches sur les branchies des Crustacés (*La Cellule*, xv, p. 297).
1888. KÖELLIKER (A. von). — Zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfasern (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XLVII, p. 689).
1889. — *Handbuch der Gewebelehre des Menschen* (6. Auflage, p. 95, Leipzig).
1921. KÖEPPE (A.). — Die feineren Verästelungen der Tracheen nach Untersuchungen an *Dytiscus marginalis* L. (*Zool. Anz.*, LI, p. 132).
- 1886-87. KOWALEVSKY (A. O.). — Zum Verhalten des Rückengefässes und guirlanden-förmigen Zellenstrangs der Musciden während der Metamorphose (*Biol. Centralbl.*, VI, p. 74).
1892. — Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres (*Cong. internat. de Zool.*, 2^e Session, Moscou, 1^{re} Partie, p. 187).
1881. KRANCHER (O.). — Der Bau der Stigmen bei den Insekten (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, xxxv, p. 505).
1922. KREUSCHER A. v.). — Das Fettkörper und die Cœnocyten von *Dytiscus marginalis* (*Ibid.*, CXIX, p. 247).
1914. KROGH (August). — The quantative relation between temperature and standard metabolism in animals (*Internat. Zeitschr. f. phys.-chem. Biol.*, I).
- 1920 a. — Sur le mécanisme de la respiration trachéenne (*C. R. Soc. de Biol.*, LVIII, p. 326).
- 1920 b. — Studien über die Tracheenrespiration (*Arch. f. ges. Physiol.*, CLXXIX, p. 95 et 113).
1907. KRUG (H.). — Beiträge zur Anatomie der Gattung *Julus* (*Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, XLII, p. 485).

1924. KUHLE (Willi). — Der feinere Bau des Zirkulationssystems von *Dytiscus marginalis* L. Rückengefäss, Pericardialseptum und Pericardialgewebe (*Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, XLVI, p. 75).
1873. KUPFFER (C.). — Das Verhältniss von Drüsenerven zu Drüsenzellen (*Arch. f. mikr. Anat.*, IX, p. 387).
1902. LAMY (Ed.). — Recherches anatomiques sur les trachées des Araignées (*Ann. Sc. nat. Zool.*, [8], XV, p. 149 et *Th. Sc. Paris*, 1901-02).
1865. LANDOIS (L.). — Ueber die Function des Fettkörpers (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XV, p. 371).
1899. LÉGER (L.) et DUBOSCQ (O.). — Sur les tubes de Malpighi des Grillons (*C. R. Soc. de Biol.*, LI, p. 527).
1925. LEE (Milton O.). — On the mechanism of respiration in certain Orthoptera (*Journ. of exp. Zool.*, XLI, p. 125).
1848. LEREBOLLET. — Note sur la respiration anale observée chez plusieurs Crustacés (*L'Institut*, 1^{re} Section, XVI, p. 329. — V. aussi *Mém. Soc. Hist. nat. Strasbourg*, IV, 1850, p. 211).
1852. — Mémoire sur les Crustacés de la famille des Cloportides qui habitent les environs de Strasbourg. *Strasbourg*.
1866. LEYDIG (Fr.). — *Traité d'histologie de l'Homme et des animaux*. (Traduction Lahillonne, p. 437 et suiv., Paris).
1878. — Ueber Amphipoden und Isopoden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXX, Suppl., p. 225).
1885. — *Zelle und Gewebe*. Bonn.
1902. LILLIE (R.). — On the oxidative properties of the cell nucleus (*Amer. Journ. of Physiol.*, VII, p. 412).
1885. LIMBECK (R. v.). — Zur Kenntnis des Baues der Insektenmuskeln (*Sitz. Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien*, XCI, p. 322).
1886. LOCY (W. A.). — Observations on the development of *Agelena naevia* (*Bull. Mus. of compar. Zool. at Harvard Coll.*, XII, n° 3, p. 63).
1899. LOEB (J.). — Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? (*Arch. f. Entwickl.*, VIII, p. 689).
1913. LOEB (J.) und WASTENEYS (H.). — Narcose und Sauerstoffverbrauch (*Biochem. Zeitschr.*, LVI, p. 295).
- 1892-95. LOWNE (B.). — *Anatomy and physiology of the Blow-Fly* (*Calliphora erythrocephala*) (2^e Edit., London).
1911. LUND (E. J.). — On the structure, physiology and use of photogenic organs, with special reference to the *Lampyridae* (*Journ. of exper. Zool.*, XI, p. 115).
1918. — The rate of oxidation in *Paramaecium caudatum* and its independence to the action of KCN (*Amer. Journ. of Physiol.*, XLV, p. 365).
1762. LYONET. — *Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois du Saule*.
1880. MAC LEOD (J.). — La structure des trachées et la circulation pérित्रachéenne (*Concours universitaire de 1878-79, Zool.*, Mém. couronné, Bruxelles, 70 p.).
1884. — Recherches sur la structure et la signification de l'appareil circulatoire des Arachnides (*Arch. de Biol.*, V, p. 1).

1669. MALPIGHI. — Dissertatio epistolica de Bombyce (*Opera omnia*, II).
1924. MANQUAT (M.). — Sur le pouvoir oxydant des noyaux de l'épithélium des canalicules rénaux de *Perca fluviatilis* L. (*C. R. Acad. Sc.*, CLXXVIII, p. 972).
1913. MARCHAL (P.). — Article *Insectes* Dictionn. de Physiol. de Ch. Richet. Paris.
- 1893-94. MARTIN (Joanny). — Les trachées et la respiration trachéenne (*Bull. Soc. philom. de Paris*, 8^e Sér., VI, C. R. Sommaire des séances, n^o 5, Séance du 24 déc. 1893, p. 3).
1911. MATULA (J.). — Untersuchungen über die Functionen des Centralnervensystems bei Insecten (*Arch. f. ges. Physiol.*, CXXXVIII, p. 388).
1888. MAURICE (C.). — Etude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragaria aurantiacum* n. sp.) (*Arch. de Biol.*, VIII, p. 205 et *Th. Sc. Paris*, 1887-88).
1922. MERCIER (L.). — Contribution à l'étude de la régression d'un organe : les muscles vibrateurs du vol d'*Apterina pedestris* Meig. pendant la nymphose (*C. R. Ac. Sc.*, CLXXIV, p. 637).
- 184). MEYER (Hermann). — Ueber die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der keimbereitenden Geschlechtstheile bei den Lepidopteren (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, I, p. 175).
1839. MILNE-EDWARDS (H.). — Recherches sur le mécanisme de la respiration chez les Crustacés (*Ann. Sc. nat., Zool.*, [2], XI, p. 129).
1876. MINOT (Ch. S.). — Recherches histologiques sur la structure des trachées de l'*Hydrophilus piceus* (*Arch. de Physiol. norm. et pathol.*, VIII, p. 1).
1851. NEWPORT (G.). — On the formation and use of the air-sacs and the dilated tracheae in Insects (*Transact. of linn. Soc.*, XX, p. 419).
1921. NUTTALL (G. H.) and KEILIN (D.). — On the nephrocytes of *Pediculus humanus* (*Parasitology*, XIII, p. 184).
1914. OELZE (F. W.). — Die Histologie der Oxydations- und Reduktionsorte (*Zeitschr. f. wiss. Mikr.*, XXXI, 7 p.).
1877. PALMÉN (J. A.). — *Zur Morphologie des Tracheensystems*. Leipzig.
1898. PANTEL (J.). — Le *Thrixion halidayanum* Rond. ; essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires (*La Cellule*, XV, p. 5).
1901. — Sur quelques détails de l'appareil respiratoire et de ses annexes dans les larves des Muscides (*Bull. Soc. Entomol. de Fr.*, p. 57).
1919. PAUSE (J.). — Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von *Chironomus gregarius*. (*Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool.*, XXXVI, p. 339).
1910. PÉREZ (Ch.). — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Meig.) (*Arch. Zool. expér. et gén.*, [5], IV, p. 1).
- 1922?. PERFILJEW (P.). — Ueber den Mechanismus der Autotomie bei den Larven einiger Libellen (*Arch. f. mikr. Anat.*, IIC, p. 283. Analysé dans *l'Année biol.*, 1922-23, p. 439).
1900. PETRUNKEWITSCH (A.). — Die Verdauungsorgane von *Periplaneta orientalis* und *Blatta germanica* (*Zool. Jahrb., Abt. f. Anat.*, XIII, p. 171).

1886. PEYRON (J.). — Sur l'atmosphère interne des Insectes comparée à celle de feuilles (*C. R. Acad. Sc.*, CII, p. 1339).
1884. PLATEAU (F.). — Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes (*Mém. in-4° Acad. roy. de Belg.*, XLV, 219 p.).
1904. PLOTNIKOW (W.). — Ueber die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LXXVI, p. 333).
1924. POISSON (R.). — Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques (*Bull. biol. Fr. et Belg.*, LVIII, p. 49 et *Th. Sc. Caen*, 1923-24).
1911. PORTIER (P.). — Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques (*Arch. Zool. expér. et gén.*, [5], VIII, p. 89 et *Th. Sc. Paris*, 1910-11).
1872. POUCHET (G.). — Développement du système trachéen de l'Anophèle (*Corethra plumicornis*) (*Ibid.*, [1], I, p. 217).
1910. POYARKOFF (E.). — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (la Galéruque de l'Orme) (*Arch. d'Anat. micr.*, XII, p. 333).
1900. PRENANT (A.). — Notes cytologiques. Cellules trachéales des Cestres (*Ibid.*, III, p. 293).
1911. — Problèmes cytologiques généraux soulevés par l'étude des cellules musculaires (*Journ. de l'Anat. et Physiol.*, XLVII, p. 601).
1913. — Les appareils ciliés et leurs dérivés (*Ibid.*, XLIX, 1913 et I, 1914-1919).
1924. — Contribution à l'histogénèse de l'émail dentaire (*Arch. de Morphol. gén. et expér.*, fasc., 19, 100 p.).
1921. PRENANT (Marcel). — Sur la répartition d'une peroxydase chez les Invertébrés (*Bull. Soc. zool. Fr.*, XLVI, p. 148).
- 1924 a. — Etudes histologiques sur les peroxydases animales (*Arch. de Morphol. gén. et expér.*, fasc. 21, 155 p.).
- 1924 b. — La valeur des réactions histologiques de ferments oxydants (*Bull. d'Hist. appl.*, I, p. 495).
1903. PROWAZEK. — Studien zur Biologie der Zelle (*Zeitschr. f. allg. Physiol.*, II, p. 385).
1910. PURCELL (W. F.). — Development and origin of the respiratory organs in *Araneae* (*Quart. Journ. of micr. Sc.*, LIV, p. 1).
1924. PURI (I. M.). — Studies on the anatomy of *Cimex lectularius* L. (*Parasitology*, XVI, p. 84).
1852. QUATREFAGES (A. de). — Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Mémoire sur le Branchellion de d'Orbigny (*Ann. Sc. nat., Zool.* [3], XVIII, p. 279).
1854. — *Souvenirs d'un naturaliste* (II, p. 330 et 528. Paris).
1915. QUIEL (G.). — Anatomische Untersuchungen an Collembolen (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, CXIII, p. 113).
- 1918-20. RACOVITZA (E. G.). — Notes sur les Isopodes. 1. *Asellus aquaticus* auct. est une erreur taxonomique. 2. *Asellus aquaticus* L. et *A. meridianus* n. sp. (*Arch. Zool. expér. et gén.*, LVIII, p. 31).
1923. RAY (G. B.). — Comparative studies on respiration. XXIV. The effects of chloroform on the respiration of dead and of living tissues (*Journ. of gen. Physiol.*, V, p. 469).

1738. RÉAUMUR. — Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes (T. IV, Mém. 12, p. 547).
1915. REED (G. B.). — The role of oxidases in respiration (*Journ. of biol. Chem.*, XXII, p. 99).
- 1922-23. REMY (P.). — Sur le rejet de sang par les *Argasidae* (*Arch. Zool. expér. et gén.*, LXI, N. et R., p. 1).
1925. — Sur la structure de l'appareil aérifère chez les Monoantennés et les Chélicérés (*C. R. Soc. de Biol.*, XCII, p. 44).
1901. RIBAUCOURT (Ed. de) — Les néphrocytes (*C. R. Soc. de Biol.*, LIII, p. 43).
1912. RIEDE (E.). — Vergleichende Untersuchung der Sauerstoffversorgung in den Insectenovarien (*Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool.*, XXXII, p. 231).
- 1913-14. ROBINSON (L. E.) and DAVIDSON (J.). — The anatomy of *Argas persicus* (Oken, 1818) (*Parasitology*, VI, p. 245 et suiv.).
1902. ROSSI (G. L.). — Sulla organizzazione dei Miriapodi (*Ricerche Labor. Anat. Univ. Roma*, IX, p. 5).
1904. — Sulla respirazione cutanea e branchiale dei Diplopodi (*Zool. Anz.*, XXVII, p. 150).
1884. ROULE (L.). — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (Phallusiadées) (*Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, Zool.*, II, p. 1 et *Th. Sc. Paris*, 1883-84).
1896. SADONES (J.). — L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates (*La Cellule*, XI, p. 271).
1909. SAMSON (Kath.). — Zur Anatomie und Biologie von *Ixodes ricinus* L. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, VIII, p. 185).
1907. SANCHÈZ (D.). — L'appareil réticulaire de Cajal-Fusari des muscles striés (*Trav. Labor. rech. biol. Univ. Madrid*, V, p. 155).
1912. SCHMIDT (M.). — Die Reduktions- und Sauerstofforte der pflanzlichen Gewebe (*Verh. d. naturwiss. Ver. Hamburg*, 3. Folg., XIX).
1892. SCHNEIDER (Aimé). — Sur le poumon des Aranéides (*Tablettes zoologiques*, II, p. 142).
1914. SCHNEIDER (H.). — Ueber die Unnaschen Methoden zur Feststellung von Sauerstoff- und Reduktionsorten und ihre Anwendung auf pflanzliche Objekte. — Benzidin als Reagens auf Verholzung (*Zeil. f. wiss. Mikr.*, XXXI, 18 p.).
1904. SCHNEIDER (J.). — Untersuchungen über die Tiefsee-Fauna des Bieler Sees... (*Mitteil. d. Naturf. Ges. in Bern*, p. 184).
1902. SCHNEIDER (K. C.). — *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere*. Jena.
1865. SCHULTZE (Max). — Zur Kenntniss der Leuchtorgane von *Lampyrus splendula* (*Arch. f. mikr. Anat.*, I p. 124).
1842. SIEBOLD (von). — Bericht über d. Leistungen in Gebiete der Anatomie und Physiologie der wirbellosen Thiere in d. Jahre 1841 (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*, p. 141).
1900. SINÉTY (R. de). — Les tubes de Malpighi des Phasmes (*Bull. Soc. entomol. de Fr.*, p. 333).
1901. — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes (*La Cellule*, XIX, p. 117 et *Th. Sc. Paris*, 1901-02).

1899. STOLLER (J. H.). — On the organs of respiration of the Oniscidae (*Zoolog. Anz.*, Heft 23, p. 31).
- 1916-17. TAIT (John). — Experiments and observations on Crustacea. I. Immersion experiments on *Ligiu* (*Proceed. roy. Soc. Edinburgh*, xxxviii, p. 50).
1908. THULIN (I.). — Studien über den Zusammenhang granulärer, interstitieller Zellen mit den Muskeltasern (*Anat. Anz.*, xxxiii, p. 193).
1923. TIKHOMIROV (B. M.). — New methods of injection of the tracheal system of Insects (*P. 1. Congr. of Russ. Zool. Petrograd* 1922, p. 96. Paru en 1923).
1904. TOWNSEND (A. B.). — The histology of the light organs of *Photinus marginellus* (*Amer. Naturalist*, xxxviii, p. 127).
1916. TROUESSART (E.). — Les Sarcoptides conservent des traces de trachées atrophiées (*Bull. Soc. zool. de Fr.*, xli, p. 61).
1922. TURCHINI (J.). — Contribution à l'étude de l'histophysiologie rénale. Les processus cytologiques de l'élimination des matières colorantes par le rein (*Arch. de Morphol. gén. et expér.*, fasc. 11, 107 p.).
1911. UNNA (P. G.). — Die Reduktionsorte und Sauerstofforte des tierischen Gewebes (*Arch. f. mikr. Anat.*, lxxviii, Festschrift f. W. Waldeyer, p. 1).
1909. UNWIN (E. E.). — The respiration of land Isopods (*Rep. 78 th. Meet. brit. Assoc. Adv. Sc.*, p. 636; analysé dans *Zool. Jahresber. f. 1909*; voir aussi *Irish Natural.*, xvii, 1909, p. 236).
1902. VANEY (A.). — Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères (*Ann. Univ. de Lyon*, N. S., 1, Sc., Méd., fasc. 9 et *Tb. Sc. Lyon*, 1901-02).
1902. VERATTI (E.). — Sur la fine structure des fibres musculaires striées (*Arch. ital. de Biol.*, xxxvii, p. 449).
1915. VERHOEFF (K. W.). — *Die Diplopoden Deutschlands*.. Leipzig.
1921. — Ueber die Atmung der Landasseln, zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Entstehung der Landtiere (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, cxviii, p. 365).
1921. VERNE (J.). — Sur la nature ciliaire de la cuticule tégumentaire des Crustacés (*C. R. Assoc. des Anatom.*, 16^e Réunion, Paris, p. 17).
1897. VERNON (H. M.). — The relation of the respiratory exchange of cold blooded animals to temperature. II. (*Journ. of Physiol.*, xxi, p. 443).
1904. VERWORN (M.). — Die Lokalisation der Atmung in der Zelle (*Jenaische Denkschriften*, xi, Festschrift Ernst Haeckel, p. 561).
1912. VIEWEGER (Th.). — Les cellules trachéales chez *Hypocrita jacobaeae* Linn., (*Arch. de Biol.*, xxvii, p. 1).
- 1920-21. VOGEL (R.). — Bemerkungen zur Topographie und Anatomie der Leuchtorgane von *Luciola chinensis* L. (*Fauna et Anatomia ceylandica*, Nr 7) (*Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, lvii, p. 269).
1878. VOGES (E.). — Beiträge zur Kenntniss der Juliden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, xxxi, p. 127).
1916. — Myriapodenstudien (*Ibid.*, cxxvi, p. 75).
1894. VOGT (C.) et YUNG (E.). — *Traité d'Anatomie comparée pratique*, II. Paris.

1899. WAHL (B.). — Ueber das Tracheensystem von *Eristalis* (*Arb. d. zool. Inst. Wien*, XII, p. 20).
1914. WALLENGREN (Hans). — Physiologisch-biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. II. (*Acta Univ. Lund. N. S.*, Afd. 2, x; n° 4. 24 p.).
1863. WEISMANN (Aug.). — Die Entwicklung der Dipteren im Ei. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XIII, p. 159).
1864. — Die nachembryonale Entwicklung der Musciden... (*Ibid.*, XIV, p. 187).
1910. WERNITZSCH (W.). — Beiträge zur Kenntnis von *Craspedosoma simile* und des Tracheensystems der Diplopoden (*Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, XLVI, p. 225).
1882. WIELOWIEJSKI (H. von); — Studien über die Lampyriden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXXVII, p. 354).
1889. — Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane der Insecten (*Zool. Anz.*, XII, p. 594).
1890. — Contribution à l'histoire des organes lumineux chez les Insectes (*Bull. sc. de Fr. et Belg.*, XXII, p. 166).
1924. WILLEM (V.). — Observations sur *Machilis maritima*. 1^{re} Note (*Bull. biol. de Fr. et Belg.*, LVIII, p. 306).
- 1916-17 WILLIAMS (F. X.). — Photogenic organs and embryology of Lampyrids, (*Journ. of Morphol.*, XXVIII, p. 145).
1888. WINKLER (W.). — Anatomie der Gamasiden (*Arb. d. zool. Instit. Wien*, VII, 2^o Part., p. 317).
1909. WINTERSTEIN (H.). — Zur Kenntnis der Blutgase wirbelloser Seetiere (*Biochem. Zeitschr.*, XIX, p. 384).
1890. WISTINGHAUSEN (C. von). — Ueber Tracheenendigungen in den Sericterien der Raupen (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XLXIX, p. 565).
1911. ZAWARZIN (Al). — Das Herz der Aeschnalarven (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, IIIC, p. 481).
1907. ZIEGLER (H. E.). — Die Tracheen bei *Julus* (*Zool. Anz.*, XXXI, p. 776).
1921. ZOTTA (G.). — La granulation azurophile dans les leucocytes de *Carausius* (*Dixippus*) *morosus* et de la chenille de *Galleria melonella* (*C. R. Soc. de Biol.*, LXXXV, p. 928).



TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION	1
TECHNIQUE	6
 CHAPITRE I. — La respiration chez les Insectes.	 10
I. — Insectes à appareil respiratoire du type holopneustique . . .	10
II. — Insectes à appareil respiratoire des types hémipneustique et apneustique	48
III. — Le rôle du sang dans les échanges respiratoires chez les Insectes	65
CONCLUSIONS	69
 CHAPITRE II. — La respiration chez les Diplopodes	 72
I. — Glomérideres	72
II. — Polydesmides	78
III. — Iulides	80
IV. — Sur la prétendue respiration rectale des Diplopodes . . .	82
CONCLUSIONS	83
 CHAPITRE III. — La respiration chez les Chilopodes	 84
CONCLUSIONS	87
 CHAPITRE IV. — La respiration chez les Arachnides.	 88
I. — Acariens	88
II. — Phalangides	93
III. — Pseudoscorpions	94
IV. — Aranéides	95
V. — Scorpionides	99
CONCLUSIONS	100

	PAGES
CHAPITRE V. — La respiration chez les Onychophores . . .	102
CONCLUSIONS : Comparaison entre les appareils aëri-fères des différents groupes d'Arthropodes étudiés	108
CHAPITRE VI. — La respiration chez les Crustacés	112
I. — Isopodes.	112
II — Leptostracés.	140
III. — Amphipodes	141
IV. — Schizopodes.	143
V. — Décapodes	145
CHAPITRE VII. — La respiration chez les Annélides (Aphrodites). . .	167
CHAPITRE VIII. — La respiration chez les Sipunculiens.	169
CHAPITRE IX. — La respiration chez les Échinodermes.	190
CHAPITRE X. — La respiration chez les Tuniciers.	198
CHAPITRE XI. — Le noyau joue-t-il un rôle dans les oxyda- tions vitales ?	173
CHAPITRE XII. — Causes d'insuccès dans l'emploi de la mé- thode des injections des leucodérivés.	176
CHAPITRE XIII. — Phénomènes intimes de la respiration.	187
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES.	202
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.	208



PLANCHE I

Fig. 1

Fragment de la « membrane péritonéale » qui entoure l'ovaire d'un *Carausius morosus* Brunner v. Watt. et Redtenbacher injecté d'indigo blanc : *T*, trachées ; *t*, trachéoles logées dans le cytoplasme des cellules trachéolaires multipolaires ; ces cellules sont anastomosées par leurs prolongements et forment une membrane syncytiale fenêtrée ; *n*, noyau d'une de ces cellules ; les trachéoles sont entourées d'une gaine d'indigo bleu, plus large et plus foncée un peu après leur région initiale. (Étalement à l'état frais ; alcool à 70° ; picrocarmin) $\times 40$ environ.

Fig. 2

Epithélium d'une trachée de taille moyenne d'un *Carausius morosus* injecté d'indigo blanc : *N*, noyau ; *s*, sphérule et *g*, fines granulations cytoplasmiques qui oxydent l'indigo blanc. $\times 1425$.

Fig. 3

Trachées et cellules trachéolaires de l'ovaire d'un *Carausius morosus* injecté d'indigo blanc : *T*, trachée ; *N*, noyaux de l'épithélium trachéen ; *s*, sphérule et *g*, fines granulations épithéliales qui oxydent l'indigo blanc ; *t* et *t'*, trachéoles logées dans des cellules trachéolaires ; *s'*, sphérule et *g'*, fines granulations qui, au voisinage des trachéoles, oxydent violemment l'indigo blanc (ces formations sont particulièrement denses un peu après la région initiale des trachéoles) ; *n*, noyau d'une cellule trachéolaire. (Étalement à l'état frais ; alcool à 70° ; picrocarmin) $\times 1050$.

Planche I

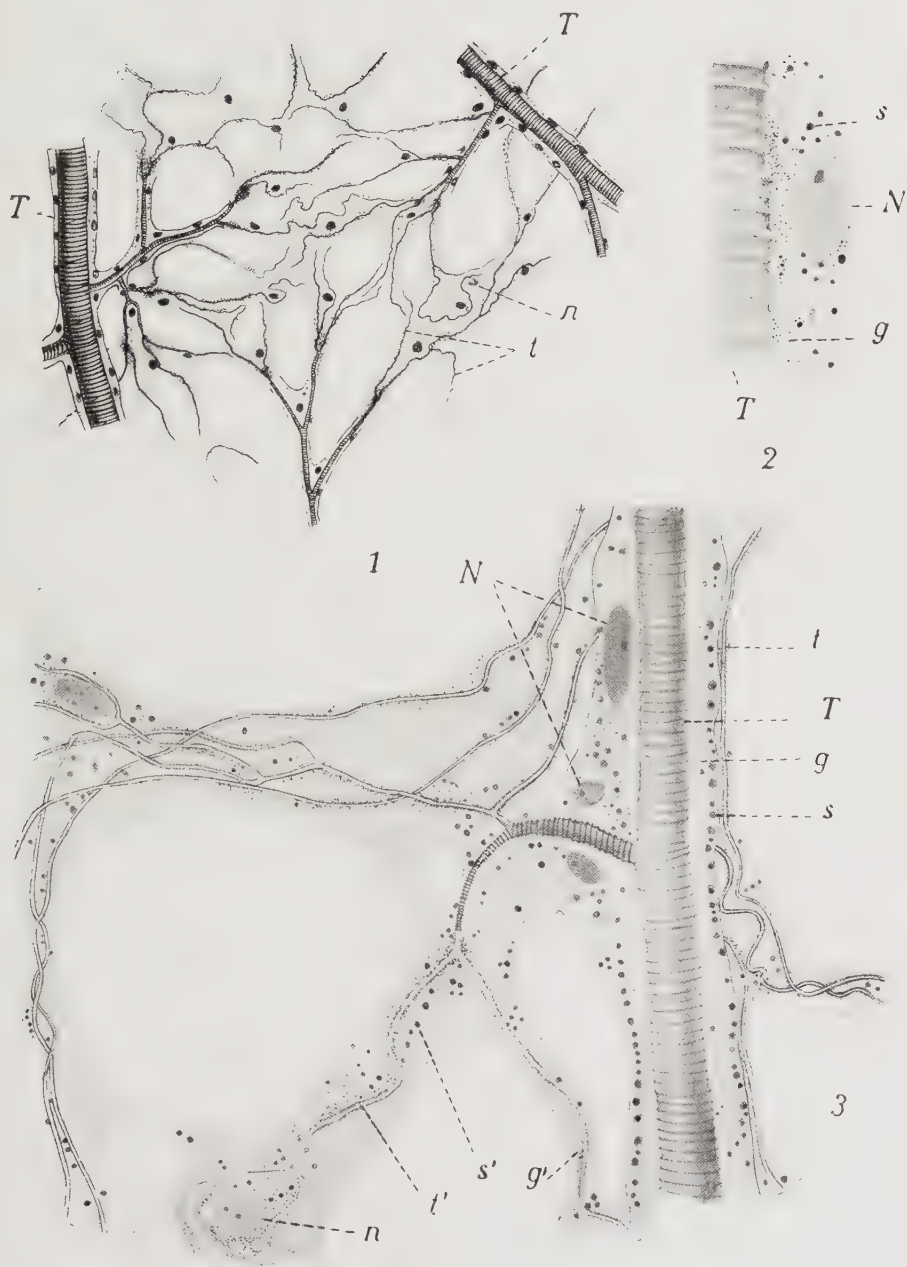


PLANCHE II

Fig. 4

Passage de la trachée à la trachéole (à la surface d'un tube de Malpighi de *Carausius morosus*) : *e*, tube chitineux trachéen, muni d'un épaississement spiral bien marqué ; *r*, rétrécissement tronc-conique (atténuation de l'épaississement spiral) ; *a*, région initiale de la trachéole (disparition progressive de l'épaississement spiral) ; *l*, ramification trachéolaire. (Examen à l'état frais) $\times 1000$.

Fig. 5

Cellules trachéolaires dans la région du cœur d'un *Carausius morosus* injecté d'indigo blanc : *M*, couche musculaire de la paroi du cœur ; *i*, son intima ; *a*, *a'*, son « adventice », constituée par des cellules trachéolaires dont *l'* et *l''* sont des trachéoles entourées d'indigo bleu ; *Z*, « septum péricardial », formé de cellules trachéolaires dont *n* est un noyau et *t* une trachéole intracytoplasmique ; ce « septum » supporte des cellules péricardiales *P*, en général binucléées et dont le cytoplasme renferme des vacuoles à carminate d'ammoniaque *v* et des sphérules *m*, muscle aliforme très réduit ; *A*, cellule adipeuse recouverte d'une cellule trachéolaire *e'* ; *T*, trachée dont l'épithélium *e* est entouré par une cellule trachéolaire *a'*. (Formol picro-acétique ; hématoxyline au fer) $\times 600$.

Fig. 6

Cellules trachéolaires supportant les néphrocytes prothoraciques d'un *Carausius morosus* injecté d'indigo blanc : *T*, trachée dont l'épithélium *e* renferme quelques sphérules *s* et des granulations qui oxydent l'indigo blanc ; *g*, fines granulations cytoplasmiques indigophiles entourant une trachéole ; *s*, sphérules disséminées dans ces granulations ; *n*, noyau de la membrane syncytiale constituée par les cellules trachéolaires ; *f*, fibres conjonctives formant un réseau qui se rattache d'une part aux plages granuleuses, étoilées, qui entourent les noyaux *n* et d'autre part, en *p*, à la gaine granuleuse pérित्रachéolaire ; *N*, néphrocytes. (Étalement à l'état frais ; alcool à 70° ; carmin boracique) $\times 660$.

Planche II



PLANCHE III

Fig. 7

Coupe transversale de la lame formée par les néphrocytes prothoraciques d'un *Carausius morosus* injecté d'indigo blanc : *N*, néphrocytes renfermant de fines granulations cytoplasmiques *g*, des vacuoles à carminate *v*, des sphérules *s* ; ils sont recouverts par des cellules trachéolaires *c*, qui renferment des trachéoles *a* ; *n*, noyau d'une de ces cellules ; autour des trachéoles, des grains d'indigo bleu ; *l*, fausse cloison cytoplasmique qui divise le néphrocyte en deux zones. (Formol picro-acétique ; hématoxyline au fer) $\times 1425$.

Fig. 8

Coupe transversale d'un tube de Malpighi de *Carausius morosus* injecté d'indigo blanc : *M*, épithélium excréteur recouvert par une cellule trachéolaire *c*, qui renferme des trachéoles *a* ; *N*, noyau malpighien ; *n*, noyau des cellules trachéolaires ; autour des trachéoles, des grains d'indigo bleu. (Formol picro-acétique ; hématoxyline au fer) $\times 1600$.

Fig. 9

Coupe optique d'une trachée de larve de *Gomphus vulgatissimus* L. après injection d'indigo blanc : *T*, tube chitineux ; *e*, épithélium renfermant de fines granulations *g*, des sphérules *s* (bleuies par l'indigotine) et des grains de pigment bistre *p* ; *n*, noyau épithélial. (Examen sur le frais ; carmin boracique) $\times 950$.

Fig. 10

Tube de Malpighi d'un *Polydesmus complanatus* L. injecté d'indigo blanc : *M*, épaisseur du tube ; *c*, cellules trachéolaires constituant « l'enveloppe conjonctive » qui recouvre le tube ; *n*, noyau d'une de ces cellules ; *t*, trachéole logée dans le sein de ces cellules et entourée de fines granulations d'indigo bleu. (Examen sur le frais ; carmin boracique) $\times 1000$.

Fig. 11

Globules sanguins d'un *Carausius morosus* qui vient d'être injecté d'indigo blanc : *A* et *A'*, globules sanguins jeunes (*A'* possède quelques sphérules *o*) ; *B*, globule âgé, bourré de sphérules *o* ; *C*, globule jeune d'un individu qui a reçu deux jours avant une injection d'indigo blanc ; *r*, très fines granulations cytoplasmiques bleuies par l'indigotine au moment de l'injection ; *i*, cristaux d'indigotine phagocytés ; *o*, sphérules. (Examen à l'état frais) $\times 950$.

Fig. 12

Portion de tube de Malpighi d'un *Carausius morosus* injecté d'indigo blanc : *M*, le tube ; *m*, portion de la « membrane conjonctive » différenciée en fibres musculaires ; *c*, bras d'une cellule trachéolaire ; *n*, noyau de cette cellule ; *a*, trachéole entourée d'une gaine d'indigo bleu (Examen à l'état frais ; carmin boracique) $\times 1050$.

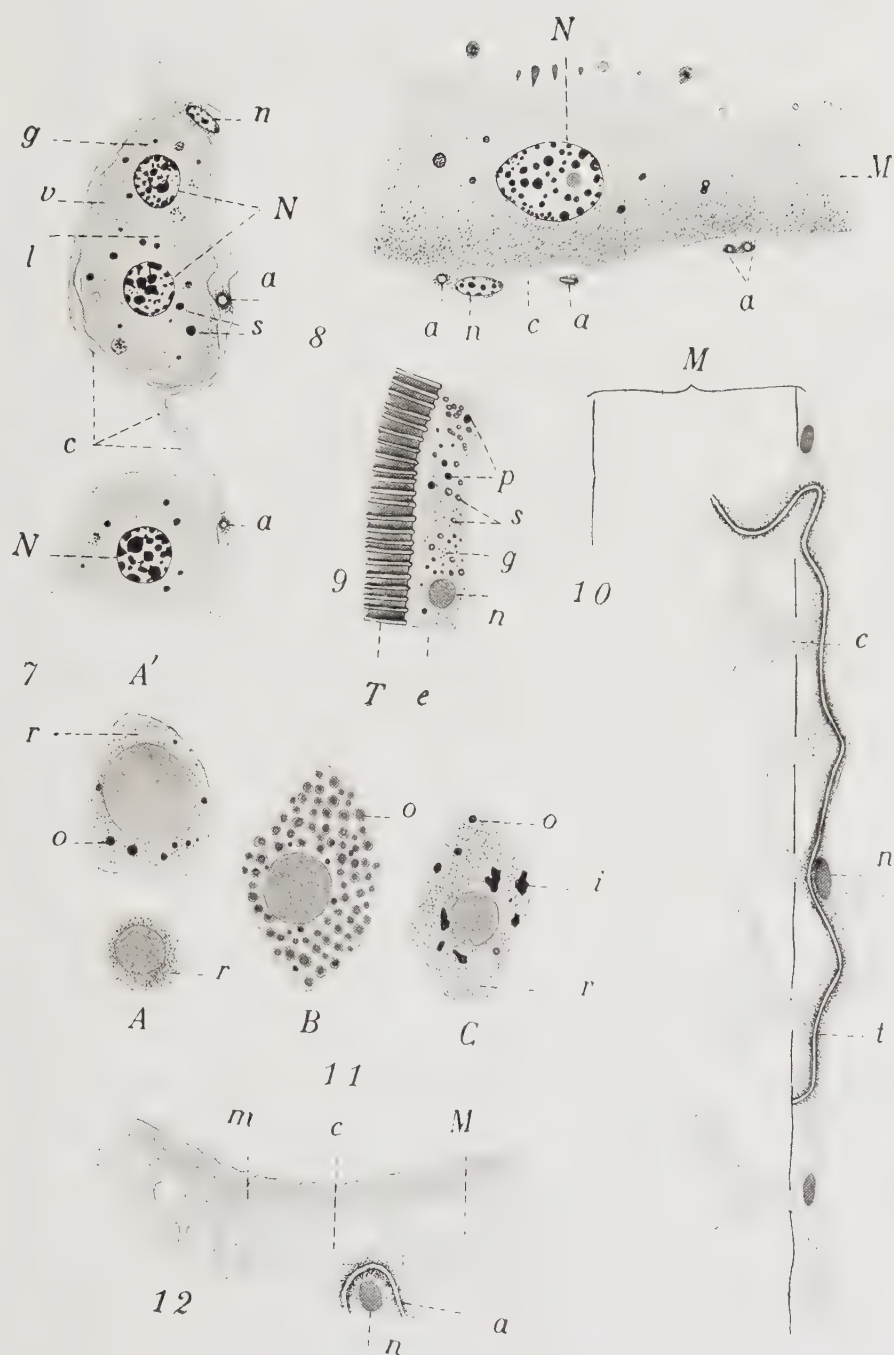


PLANCHE IV

Fig. 13

Trachée de larve de *Gomphus* après injection intracœlomique d'indigo blanc : *A*, bord du tube chitineux ; *n*, noyau de l'épithélium ; *g*, granulations et *o*, sphérules intracytoplasmiques bleues par l'indigotine ; *c*, cellules trachéolaires entourant la trachée. (Formol 10 % ; carmin boracique) $\times 950$.

Fig. 14

Cellules trachéolaires de *Machilis polypoda* L. quelques instants après l'injection d'indigo blanc : *A*, ultime ramification trachéenne avec épithélium légèrement bleui ; *n*, noyau d'une cellule trachéolaire ; *i*, granulations bleues par l'indigotine, tellement denses que la trachéole est masquée ; *k*, endroit où la trachéole est visible ; noter la variation de la largeur de la gaine pérित्रachéolaire qui oxyde l'indigo blanc. (Étalement à l'état frais ; alcool à 70° ; carmin boracique) $\times 950$.

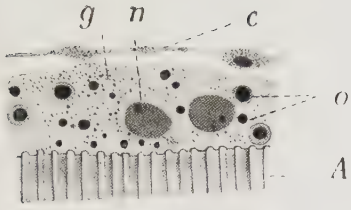
Fig. 15

Grosse trachée de *Glomeris marginata* Villers quelques instants après l'injection d'indigo blanc : *A*, bord du tube chitineux avec épaissement spiral dont les tours sont réunis par des dents transversales *q* ; *n*, un noyau de l'épithélium ; *o*, sphérule et *g*, granulations intracytoplasmiques, légèrement bleues par l'indigotine. (Alcool 70° ; carmin boracique) $\times 1050$.

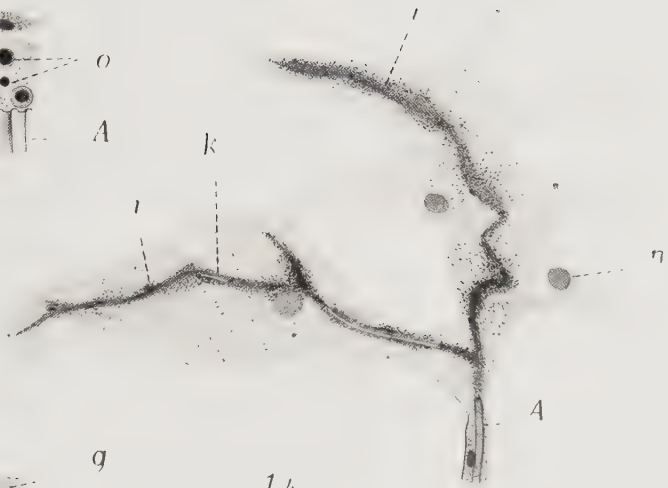
Fig. 16

Fragment de la lame somatique d'un *Litobius forficatus* L. quelques instants après injection d'indigo blanc : *T*, ultime ramification trachéenne, dont l'épithélium est bleui fortement par l'indigotine ; *N*, noyau entouré par un amas polygonal de granulations cytoplasmiques ; *t*, trachéole intracytoplasmique, entourée par une gaine de granulations colorées fortement par l'indigo bleu ; *f*, files de granulations anastomosées reliant amas périnucléaires et pérित्रachéolaires ; *o*, sphérule ayant oxydé l'indigo blanc. (Étalement à l'état frais ; alcool à 70° ; picrocarmin) $\times 1050$.

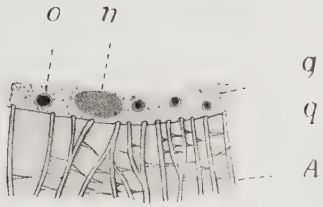
Planche IV



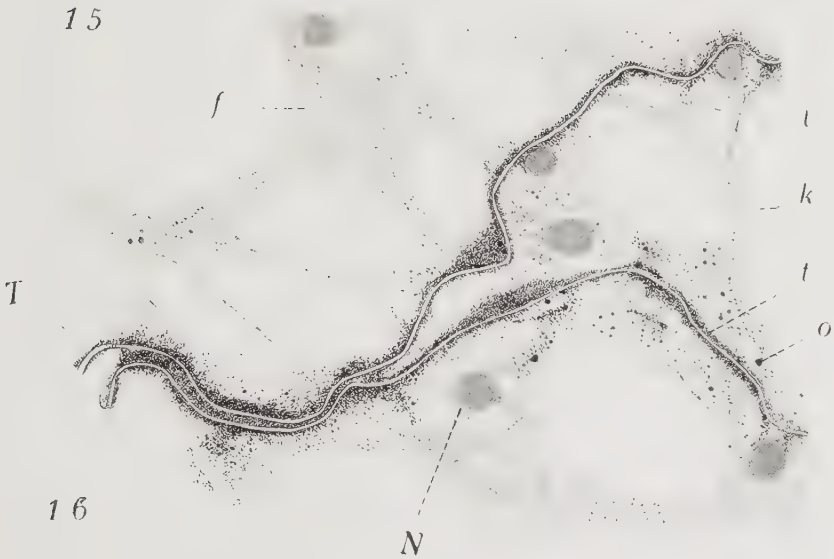
13



14



15



16

PLANCHE V

Fig. 17

Cellules trachéolaires de *Glomeris marginata* Villers après injection d'indigo blanc : *T*, trachée dont l'épithélium renferme des granulations ayant oxydé le réactif; *c*, cellule trachéolaire; *t*, trachéoles entourées d'une gaine de granulations bleues par l'indigotine. Étalement sur le frais; alcool à 70°; carmin boracique) $\times 930$.

Fig. 18

Cellules trachéolaires recouvrant les parois du corps d'un *Phalangium opilio* L. injecté d'indigo blanc : *t*, trachéoles entourées d'une gaine de granulations bleues par l'indigotine; *o*, sphérules cytoplasmiques qui ont oxydé l'indigo blanc; *q* et *r*, système de brides cytoplasmiques se coupant à angle droit. (Étalement sur le frais; alcool à 90°; carmin boracique) $\times 560$.

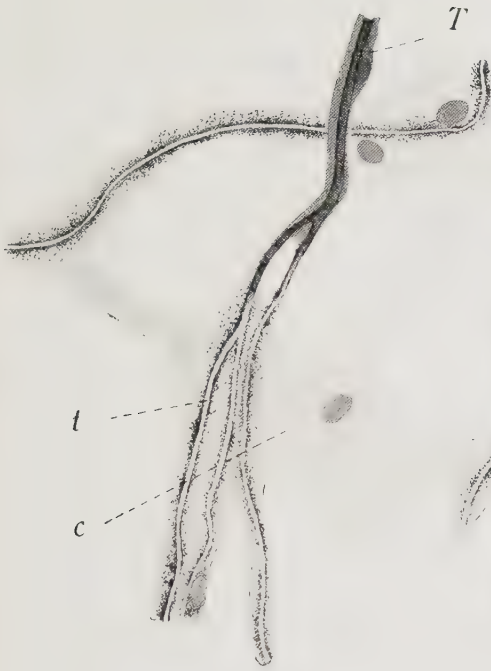
Fig. 19

Fragment d'un poumon de *Lycosa* sp. injectée d'indigo blanc : *A*, chambre à air, limitée par les lames chitineuses *l* qui sont séparées l'une de l'autre par les tigelles chitineuses *b*; *S*, chambre sanguine, limitée par les lames épithéliales *e*; *p*, pilier cytoplasmique reliant les deux lames épithéliales de la chambre sanguine; en certains endroits, l'épithélium est bourré de granulations qui ont oxydé l'indigo blanc; dans ces granulations sont dispersés quelques sphérules *o*, bleues également par l'indigotine. (Formol picro-acétique, hémalun) $\times 1400$.

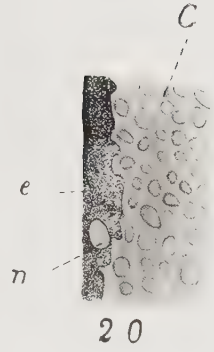
Fig. 20

Bord d'une trachée de *Lycosa* sp., prélevée au voisinage du stigmate après injection d'indigo blanc : *C*, tube chitineux présentant des régions épaissies, formant un réseau et limitant des zones minces, de forme arrondie, irrégulières; la chitine est colorée par un pigment brun diffus; *e*, épithélium trachéen renfermant des granulations qui ont oxydé l'indigo blanc; *n*, noyau épithélial. $\times 900$ env.

Planche V



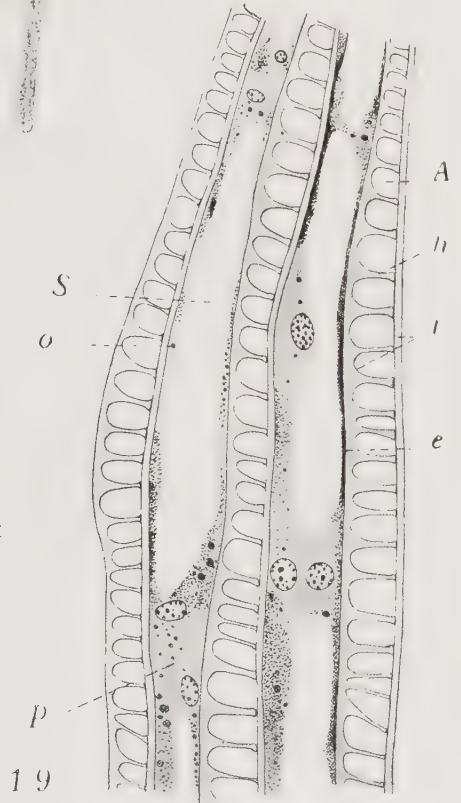
17



20



18



19

PLANCHE VI

Fig. 21

Trachées et trachéoles d'*Argas reflexus* Fabr. après injection d'indigo blanc. En A : T, ultime ramification trachéenne ; n, noyau de l'épithélium trachéen ; i, granulations et sphérules du cytoplasme épithélial qui ont oxydé l'indigo blanc ; c, bras d'une cellule trachéolaire ; a, ramification d'une trachéole. (Examen à l'état frais) $\times 700$. — En B : fragment d'une lame syncytiale fenêtrée prélevée sur les téguments dorsaux de l'*Argas* précédent : cette lame est formée de cellules trachéolaires anastomosées par leurs prolongements cytoplasmiques ; dans son épaisseur sont logées les trachéoles t, entourées par une gaine de fines granulations qui ont oxydé violemment l'indigo blanc ; entre ces trachéoles, les cellules trachéolaires renferment quelques granulations et de rares sphérules qui ont oxydé faiblement le réactif injecté ; N, noyau d'une cellule trachéolaire. (Étalement à l'état frais ; alcool à 70° : carmin boracique) $\times 950$.

Fig. 22

Fragment d'une trachée de *Peripatopsis Balfouri* Sedgwick après injection d'indigo blanc : T, tube chitineux, avec bosses irrégulières et constrictions transversales ; g, fines granulations cytoplasmiques de l'épithélium trachéen, dans lesquelles sont disséminées des sphérules s ; granulations et sphérules ont oxydé l'indigo blanc ; N, noyau de l'épithélium. (Examen à l'état frais ; carmin boracique) $\times 1425$.

Fig. 23

Coupe transversale des téguments dorsaux d'un *Peripatopsis Balfouri* injecté d'indigo blanc (la coupe passe dans l'axe d'une papille primaire) : C, cuticule ; i, fines granulations cytoplasmiques des cellules épidermiques ; ces granulations ont violemment oxydé l'indigo blanc ; P, grains de pigment brun verdâtre ; d, derme ; m, muscles ; L, lacune sanguine renfermant deux globules sanguins ; T, trachées dont l'épithélium est bourré d'indigo bleu ; M, « membrane conjonctive » entourant les faisceaux musculaires et les reliant les uns aux autres ; s, cellules sensorielles ménageant entre elles, en l, une petite lacune (A noter, sur des coupes passant rigoureusement par l'axe de la papille, que, contrairement à ce que l'on a cru, le poil sensoriel p n'est pas fermé à sa base : la partie distale des cellules sensorielles pénètre à son intérieur). (Formol picro-acétique ; hémalun) $\times 400$.

Fig. 24

Fragment de la coupe précédente vu à un plus fort grossissement ; mêmes indications que pour la figure 23. $\times 1425$.

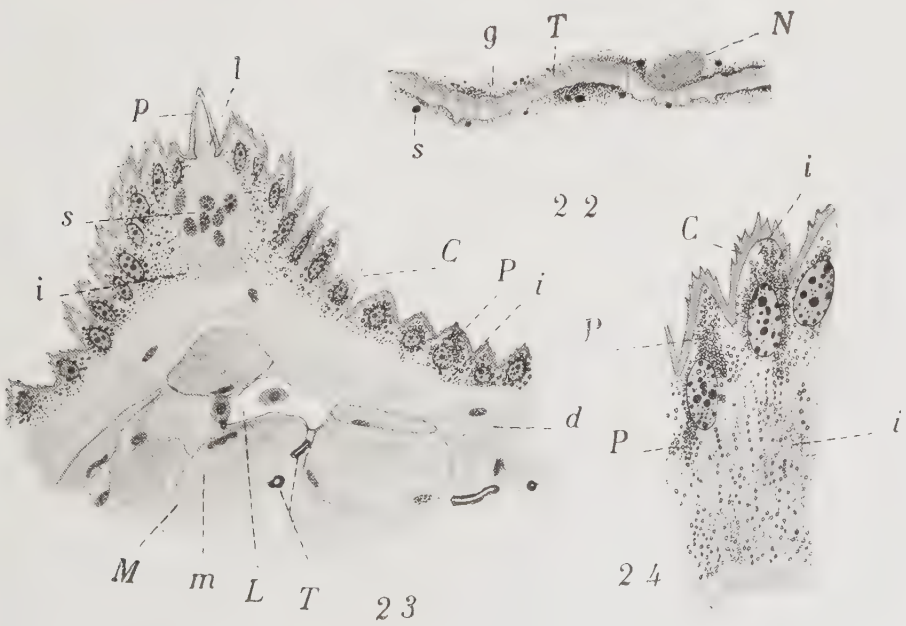


PLANCHE VII

Fig. 25

Fragment d'un poumon d'un *Buthus occitanus* Amor. après injection intracœlomique d'indigo blanc : *A*, chambre à air, limitée par les lames chitineuses *l* qui sont séparées l'une de l'autre par des tigelles chitineuses *b* ; *S*, chambre sanguine avec un globule sanguin ; *e*, *e'*, épithélium limitant cette chambre ; *p*, pilier cytoplasmique (avec tonofibrilles) reliant les deux lames épithéliales *e* et *e'* ; l'épithélium est, en certains endroits, bourré de granulations qui ont oxydé l'indigo blanc ; dans ces granulations sont disséminées des sphérules *o* qui ont oxydé le réactif. (Formol picro-acétique ; hémalun) $\times 1400$.

Fig. 26

Tégument ventral à la base d'un péréopode d'une *Ligia oceanica* L. qui vient de recevoir une injection intracœlomique d'indigo blanc : *x*, articulation de l'article basilaire de la patte avec le coxa ; *m*, muscles ; *C*, cuticule du coxa, recouvrant un épithélium bourré de granulations qui ont oxydé l'indigo blanc ; *E*, épithélium du sternite, avec quelques granulations bleues par l'indigotine ; *l*, lacunes sanguines avec des globules sanguins *s* (Formol picro-acétique ; hémalun) $\times 40$.

Fig. 27

Paroi d'un segment de la spire ascendante de l'intestin de *Phascolosoma vulgare* Blainv. après injection d'indigo réduit : *i*, granulations de l'épithélium intestinal cilié qui ont oxydé le réactif injecté ; *q*, membrane conjonctive. $\times 650$.

Fig. 28

Coupe transversale de la région médio-dorsale du corps d'une *Apfrodite aculeata* L. après injection intracœlomique d'indigo réduit : *M* et *M'*, muscles longitudinaux droit et gauche entre lesquels se trouve le diverticule *I* de la cavité cœlomique ; ce diverticule est bourré de grains d'indigo bleu ; il est limité du côté externe par l'épithélium *A*, dont le cytoplasme renferme de nombreuses granulations bleues par l'indigotine ; *a*, épithélium non bleui. (Fixateur de Hollande ; hémalun) $\times 40$.

Fig. 29

Coupe transversale de l'exopodite du pléopode δ d'*Asellus aquaticus* L. après injection d'indigo blanc : *I*, granulations épithéliales bleues par l'indigotine ; *p*, pilier tonofibrillaire reliant les deux lames épithéliales ; *C*, cellules conjonctives ; *S*, sinus sanguins (à gauche, sinus afférent) ; *N*, noyau épithélial ; *b*, bordure en brosse. (Formol picro-acétique, hématoxyline au fer) $\times 650$.

Fig. 30

Coupe transversale de la face ventrale du thorax de *Macromysis flexuosa* Müller : *e*, épiderme tégumentaire qui envoie dans la cuticule des prolongements bactériiformes *b*, *b'* ; les uns (*b*) demeurent incolores ; les autres (*b'*) sont bleuis par l'indigotine ; *C*, conjonctif ; *s*, globule sanguin. (Fix. de Hollande, hémalun) $\times 1025$.

Fig. 31

Même individu, même région ; surface externe de la cuticule : *b*, extrémité des prolongements cytoplasmiques qui traversent cette cuticule et oxydent violemment l'indigo blanc $\times 1025$.

Planche VII

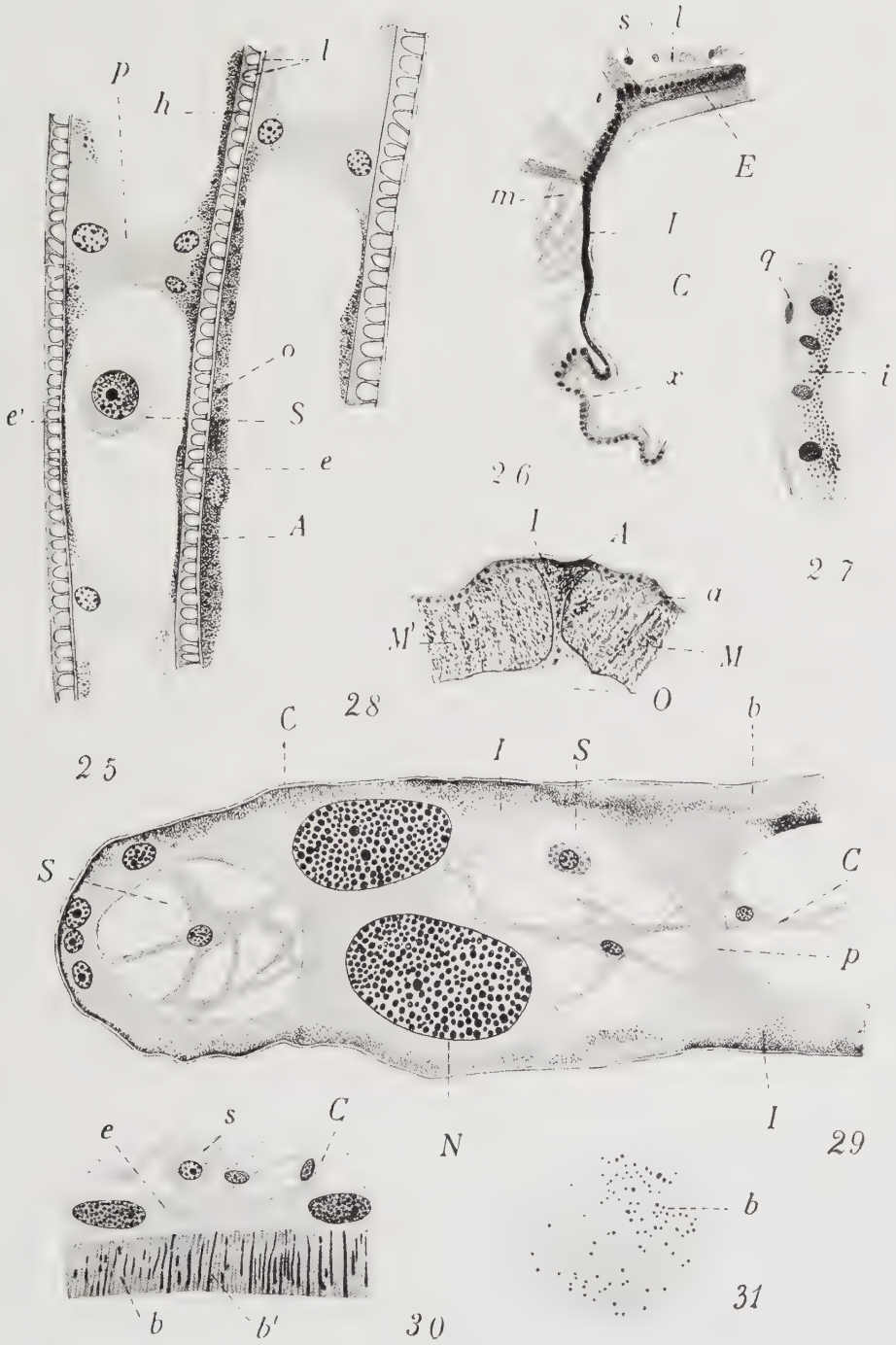


PLANCHE VIII

Fig. 32

Coupe transversale de l'exopodite d'un pléopode de *Ligia oceanica* L. après injection d'indigo blanc : C, cuticule qui revêt la face inférieure (ventrale) de l'organe; E, le très mince épithélium qui la recouvre; p, les piliers cytoplasmiques à tonofibrilles qui relient cet épithélium à la lame épithéliale de la face supérieure de l'exopodite (l'un d'eux est bifurqué; ils renferment les noyaux épithéliaux); b, prolongements cytoplasmiques bactériiformes que l'épithélium envoie dans l'épaisseur de la cuticule; ces prolongements ont oxydé très énergiquement l'indigo blanc; q, tissu conjonctif; S, globules sanguins. (A noter que dans la partie droite de la fig., où l'épithélium est très voisin d'une énorme lacune afférente, les bâtonnets intracuticulaires bleuis par l'indigo sont très nombreux). (Formol picro-acétique; hémalun) $\times 1050$.

Fig. 33

Coupe transversale de l'endopodite d'un pléopode du même animal : I, granulations de l'épithélium E qui ont oxydé l'indigo blanc; p, pilier tonofibrillaire interépithélial; x, pinceau de tonofibrilles; O, cavité sanguine. (Formol picro-acétique; hémalun) $\times 40$.

Fig. 34

Exopodite du 2^e pléopode d'un *Porcellio scaber* Latr. mâle immédiatement après injection d'indigo blanc : B, buisson trachéen (« corps blanc »); b, extrémité des trachées; o, orifice de pénétration de l'air dans le corps blanc. (L'indigo réduit est transformé en indigotine, qui teint le corps blanc en bleu marine). (État frais) $\times 25$ env.

Fig. 35

Coupe transversale d'un buisson trachéen (« corps blanc ») de *Porcellio scaber* Latr. après injection d'indigo blanc : C, paroi chitineuse d'une trachée; e, épithélium trachéen, boursé d'indigo bleu; p, piliers cytoplasmiques à tonofibrilles réunissant l'épithélium de deux trachées voisines; S, lacune sanguine avec globule sanguin; c, tissu conjonctif. (Formol picro-acétique; hémalun) $\times 1050$.

Fig. 36

Coupe transversale de l'exopodite d'un pléopode d'*Oniscus asellus* L. après injection d'indigo blanc : i, épithélium face ventrale de la région sagittale (il renferme de l'indigo bleu); m, épithélium face dorsale (renferme très peu d'indigo bleu); k, cuticule épaisse face dorsale; r, « région spéciale », dont l'épithélium est fortement bleui par l'indigotine; q, tissu conjonctif; o, lacunes sanguines; p, piliers interépithéliaux à tonofibrilles. (Formol picro-acétique; hémalun) $\times 60$ environ.

Fig. 37

Coupe transversale d'un filament branchial d'une Écrevisse (*Potamobius leptodactylus* Escholtz) injectée d'indigo blanc : I, fines granulations d'indigo bleu; k, cuticule; S, globule sanguin. (Formol picro-acétique; hémalun) $\times 1050$.

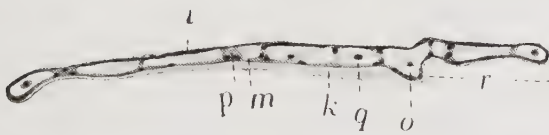
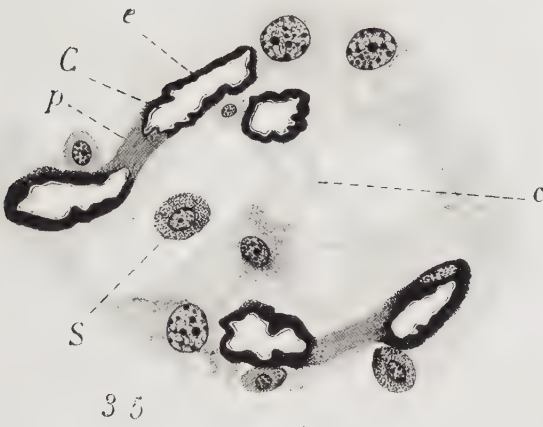
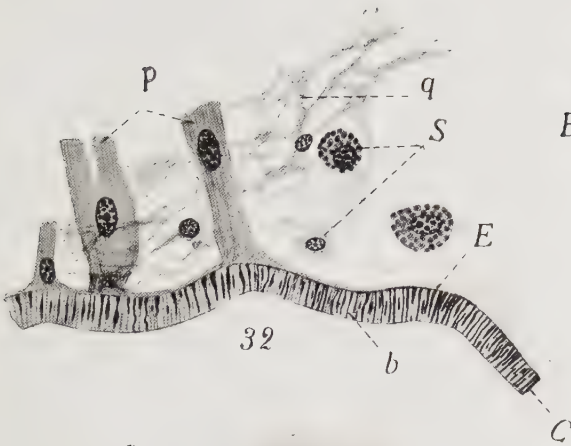
Fig. 38

Coupe optique d'une papille branchiale de *Ciona intestinalis* L. injectée de bleu de méthylène réduit : E, épithélium cilié avec granulations bleues par le bleu de méthylène; S, globules sanguins. (État frais) $\times 40$

Fig. 39

Fragment de branchie du même individu : E, épithélium cilié et e, épithélium non cilié formant la paroi de l'extrémité d'un tréma branchial; tous deux ont des granulations cytoplasmiques qui ont oxydé le réactif; S, sinus avec globules sanguins. (État frais) $\times 680$.

Planche VIII



DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE. — *Les moyens de défense des végétaux.*

GÉOLOGIE. — *Les Stégocéphales.*

VU ET APPROUVÉ :

Nancy, le 26 Mars 1925.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

P. PETIT.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Nancy, le 1^{er} Avril 1925.

Le Recteur de l'Académie de Nancy,

CH. ADAM,

Membre de l'Institut.

ERRATA

PAGES	LIGNES	AU LIEU DE	LISEZ
—	—	—	—
11	10	le premier	les premiers
49	11	lascinées	lasciniées
54	4	auxquelles	à laquelle
88	4 de la note 1	<i>colombae</i>	<i>columbae</i>



